

**DIE WIRKUNG DER ARBORIZID-WIRKSTOFFE 2,4,5-T UND
N-(PHOSPHONOMETHYL)GLYCIN (GLYPHOSATE) AUF DIE
ENTWICKLUNG DES HALLIMASCH (ARMILLARIA MELLEA)
UND AUF DIE BEFALLSDISPOSITION
SEINER WIRTSPFLANZEN**

HEINRICH ERNST BRACKENHOFER

1984

Die Wirkung der Arborizid-Wirkstoffe 2,4,5-T und
N-(Phosphonomethyl)glycin (Glyphosate) auf die
Entwicklung des Hallimasch (*Armillaria mellea*)
und auf die Befallsdisposition seiner Wirtspflanzen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von
Heinrich Ernst Brackenhofer

1984

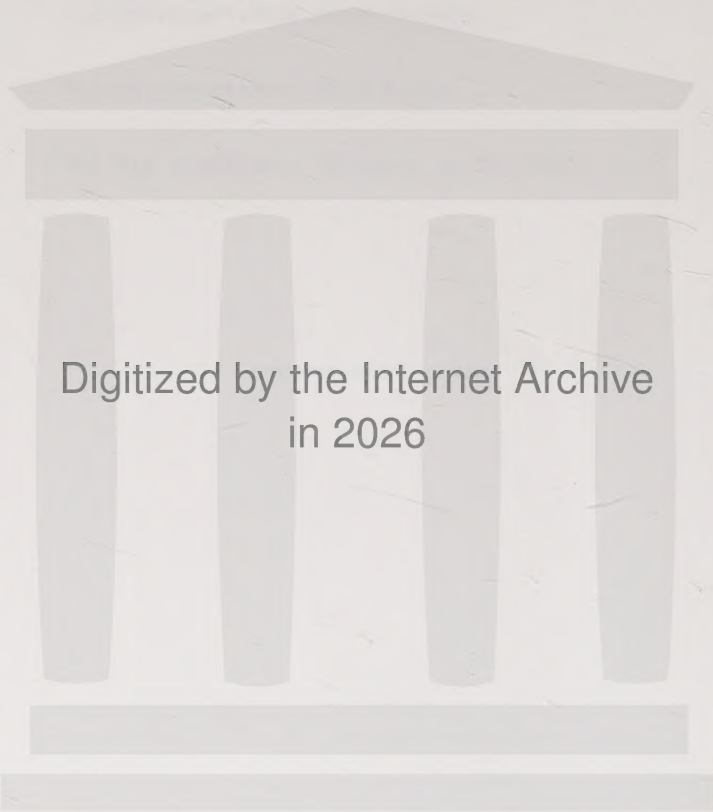
Referent: Prof.Dr.P.Schütt

1.Korreferent:Prof.Dr.P.Burschel

2.Korreferent:Prof.Dr.H.Butin

Tag der mündlichen Prüfung: 26.02.1985

Meinen Eltern gewidmet



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554004_0025

Danksagung

Die vorliegende Untersuchung wurde am Forstbotanischen Lehrstuhl im Fachbereich Forstwissenschaft der Ludwig-Maximilians-Universität in München mit Unterstützung der DFG, wofür ich zu danken habe, durchgeführt. Dies hätte nicht ohne den Rat und die Hilfe folgender Personen stattfinden können, denen ich an dieser Stelle herzlich danken möchte:

Herrn Prof. Dr. P. Schütt danke ich für die Überlassung des Themas, die vielen wertvollen Anregungen und Ratschläge sowie die Durchsicht des Manuskripts. Herr Dr. Lang war immer ein aufmerksamer und geduldiger Betreuer, wofür ich ihm sehr zu Dank verpflichtet bin. Für fachliche Diskussionen danke ich Herrn Koch, Herrn Blaschke und Herrn Schuck. Weiterhin danke ich Herrn Dr. Siepmann in Hann. Münden für seine Beiträge zu dem von mir bearbeiteten Fragenkomplex und für die Überlassung der Armillaria-Teststämme, ohne die ein wichtiger Teil dieser Untersuchungen nicht hätte durchgeführt werden können. Meinen Dank aussprechen möchte ich auch Frau v. Aufsess und Herrn Graf für die Bereitstellung von Hallimaschstämmen. Herrn Hey danke ich für die zahlreichen Holzschneide- und Bastelarbeiten, ohne die ein Gelingen meiner Versuche nicht denkbar gewesen wäre. Frau Stolley bin ich zu Dank verpflichtet für einen Teil der photographischen Arbeiten, Frau Ludwig und Frau Lebherz, geb. Stief für ihre Hilfsbereitschaft bei der Durchführung und Auswertung meiner Experimente. Frau v. Sydow, Frau H. Marxmüller (München) und Kollegen, Herrn Hussein und Herrn Holdenrieder danke ich für die Anregungen zu meiner Arbeit.

Den Amtsvorstehern des Forstamts München und insbesondere dem Revierleiter der Forstdienststelle Unterdill-Nord, Herrn Prerauer, danke ich für die Überlassung einer Versuchsfläche im Forstenrieder Park und die Unterstützung,

die mir während meiner Zeit als Gast dort zuteil geworden ist.

Schließlich möchte ich mich bei all meinen Freunden und unter ihnen vor allem Ilse, Werner, Albert und Vlado bedanken, die immer mit Rat und Tat zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben. Und nicht zuletzt gilt noch mein herzlicher Dank Frau Gisela Helmelt für die schriftliche Fertigstellung des Manuskripts.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1. Einleitung	1
1.1. Literaturübersicht	2
1.2. Problemstellung	7
2. Experimente zur ökophysiologischen Differenzierung des Pathogens <i>Armillaria mellea</i> (Vahl) Quel	9
2.1. Taxonomie, Verbreitung und Biologie von <i>Armillaria mellea</i>	9
2.2. Isolierung, Anzucht und Zuordnung verschiedener <i>A.mellea</i> - Stämme zu bekannten biologischen Arten	21
2.3. Wuchsverhalten der isolierten Stämme auf verschiedenen Substraten	35
2.3.1. Material und Methoden	36
2.3.1.1. Wachstum auf unterschiedlichen Nährböden	36
2.3.1.2. Wachstum in Abhängigkeit von der Zeit (Wachstumsgeschwindigkeit)	36
2.3.1.3. Wachstum in Dauerkulturen	37
2.3.1.4. Wachstum auf Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Erle	37
2.3.1.4.1. in 2 % Malzagar	37
2.3.1.4.2. in reinem Agar ohne Malzzusatz	37
2.3.1.5. Wachstum in einer Sägemehlaufschwemmung mit Leitungswasser	38
2.3.1.6. Wachstum in einer Schüttelkultur in 2 % Malzlösung	38
2.3.1.7. Wachstum auf voll bewachsene Malzagarplatten (2 %) gelegten Fichten- und Erlenholzscheibchen	38
2.3.1.8. Wachstum auf Streu, Wurzelrinde und Wurzelstückchen von Fichte und Erle unter sterilen und unsterilen Bedingungen	38
2.3.1.9. Rhizomorphenwachstum in verschiedenen Substraten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle	39
2.3.1.9.1. Unsterile Bedingungen	39
2.3.1.9.2. Sterile Bedingungen	40

	Seite
2.3.2. Ergebnisse	40
2.3.2.1. Wachstumsgeschwindigkeit, Wachstumsintensität und Rhizomorphenbildung	41
2.3.2.1.1. Wachstum auf unterschiedlichen Nährböden	41
2.3.2.1.2. Wachstum in Abhängigkeit von der Zeit	42
2.3.2.1.3. Wachstum in Dauerkulturen	45
2.3.2.1.4. Wachstum auf Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Erle in 2 %igem Malzagar bzw. reinem Agar ohne Malz- zusatz	47
2.3.2.1.5. Wachstum in einer Sägemehlaufschwemmung mit Leitungswasser	49
2.3.2.1.6. Wachstum in einer Schüttelkultur in 2 %iger Malzlösung	52
2.3.2.1.7. Wachstum auf auf voll bewachsene Malzagar- platten (2 %) gelegten Fichten- und Erlen- holzscheibchen	54
2.3.2.1.8. Wachstum auf Streu, Wurzelrinde und Wurzel- stückchen von Fichte und Erle unter sterilen und unsterilen Bedingungen	54
2.3.2.1.9. Rhizomorphenwachstum in verschiedenen Sub- straten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle	57
2.3.2.2. Substrat- und Wirtsspezifität	62
2.4. Einfluß des pH-Wertes auf das Wuchsverhalten von <i>Armillaria mellea</i>	67
2.4.1. Material und Methoden	68
2.4.2. Ergebnisse	69
2.5. Einfluß der Luft- und Bodenfeuchtigkeit auf das Wuchsver- halten von <i>A.mellea</i>	75
2.5.1. Material und Methoden	76
2.5.2. Ergebnisse	78

2.6. Einfluß der Temperatur auf das Wachstum von <i>Armillaria mellea</i>	80
2.6.1. Material und Methoden	82
2.6.2. Ergebnisse	82
2.7. Einfluß des Sauerstoffgehalts auf das Wachstum von <i>Armillaria mellea</i>	84
2.7.1. Material und Methoden	84
2.7.2. Ergebnisse	85
2.8. Wachstum und Rhizomorphenneubildung in angereicherten Substraten	86
2.8.1. Zusatz einfacher Alkohole	87
2.8.2. Zusatz von Wurzelextrakten	89
2.8.3. Zusatz von Rindenextrakten	89
2.8.4. Zusatz von Holzextrakten	89
2.8.5. Zusatz von Bodenlösungen des im Freiland verwendeten Substrats	90
3. Vorbereitende Inokulationsversuche	101
3.1. Inokulationsversuche an Topfpflanzen im Gewächshaus	101
3.1.1. Material und Methoden	102
3.1.2. Ergebnisse	103
3.2. Entwicklung einer neuen Standard-Inokulationsmethode	106
3.3. Prüfung von vier Inokulationsmethoden in einem künstlichen System	111
3.3.1. Material und Methoden	111
3.3.2. Ergebnisse	114
4. Freilandexperimente	117
4.1. Verwendete Herbizide	117
4.1.1. 2,4,5-T Trichlorphenoxyessigsäure (2,4,5-T)	118
4.1.2. Glyphosate (Roundup)	122

	Seite
4.2. Material und Methoden	126
4.2.1. Die kleine Versuchsanlage	129
4.2.1.1. Pflanzgut und Herbizidbehandlung	129
4.2.1.2. Inokulations-Methoden	131
4.2.1.3. Aufnahmekriterien und Auswertung	131
4.2.1.4. Ergebnisse der kleinen Versuchsanlage	134
4.3. Die große Versuchsanlage	135
4.3.1. Die große Versuchsanlage mit Fichte (<i>Picea abies</i> (L.) Karst.)	135
4.3.1.1. Pflanzgut und Herbizidbehandlung	136
4.3.1.2. Inokulationsmethoden	138
4.3.1.3. Aufnahmekriterien und Auswertung	139
4.3.1.4. Ergebnisse der großen Versuchsanlage Fichte	141
4.3.2. Die große Versuchsanlage mit Erle (<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.)	147
4.3.2.1. Pflanzgut und Herbizidbehandlung	148
4.3.2.2. Inokulationsmethoden	148
4.3.2.3. Aufnahmekriterien und Auswertung	149
4.3.2.4. Ergebnisse der großen Versuchsanlage Erle	149
5. Die Wirkung von Herbiziden auf verschiedene Isolate von <i>Armillaria mellea</i>	154
5.1. Konzentrationsreihen mit 2,4,5-T	155
5.1.1. Material und Methoden	155
5.1.2. Ergebnisse	156
5.2. Konzentrationsreihen mit Glyphosate	159
5.2.1. Material und Methoden	159
5.2.2. Ergebnisse	159
5.3. Bewachungsversuche auf Bestandteilen der Wirtspflanze Erle	162
5.3.1. Material und Methoden	163
5.3.2. Ergebnisse	164

	Seite
5.4. Anlockungsversuche mit Holzstückchen unterschiedlich vorbehandelter Versuchsbäume	168
5.4.1. Material und Methoden	168
5.4.2. Ergebnisse	169
6. Diskussion	173
7. Zusammenfassung	209
8. Literaturverzeichnis	213
9. Tabellarischer Anhang	245

1. EINLEITUNG

In der modernen Land- und Forstwirtschaft wird Unkrautbekämpfung hauptsächlich mit Herbiziden durchgeführt. Diese haben die früher fast ausschließlich angewendeten mechanischen Verfahren weitgehend abgelöst. Standen in der Bundesrepublik Deutschland zu Beginn dieser Entwicklung Mitte der 50er Jahre bei einem jährlichen Verbrauch von 11000 t an Pflanzenschutzmitteln insgesamt nur 13 herbizide Aktivsubstanzen in etwa 75 Präparaten zur Verfügung, so hat sich deren Anzahl bis 1981 auf etwa 100 Aktivstoffe in einigen hundert Handelsprodukten erhöht bei einem jährlichen Gesamtverbrauch von 23000 t an Pflanzenschutzmitteln (KOCH und HURLE 1977; HURLE 1982). Der Anteil der Herbizide am Gesamteinsatz von Schutzmitteln stieg von 7,7 % im Jahre 1956 auf nahezu 70 % im Jahre 1982 (HURLE 1982; MAIER-BODE 1971). Die mit Herbiziden behandelte Nutzfläche betrug 1978 etwa 40 %, das entspricht ungefähr 20 % der gesamten Bodenfläche der BRD (HANF 1972). Hauptanwendungsgebiet dieser Herbizide ist die Landwirtschaft, während die Behandlung der Waldfläche mit nur etwa 0,5 % zu Buche schlägt, was einer Fläche von 35000 ha entspricht (GUSSONE 1980; OLBERG-KALLFASS 1977). In der forstlichen Unkrautbekämpfung kommen die Herbizide hauptsächlich zum Einsatz bei der Pflanzenanzucht in Pflanzgärten und Forstbaumschulen, im Walde bei der Kulturpflege wie z.B. bei der Bekämpfung des Adlerfarns (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), bei der Jungwuchspflege, bei der Beseitigung unerwünschter Holzgewächse, in Baumbeständen und auf Kahlflächen (UHLIG 1961).

1.1. Literaturübersicht

Herbizide lassen sich in nichtselektiv und selektiv wirkende Mittel einteilen. Nichtselektive Herbizide vernichten jeglichen Pflanzenwuchs, selektive Herbizide schonen die Kulturpflanzen und töten die Unkräuter. Der Grund für die Selektivität kann bedingt sein durch Unterschiede zwischen Kulturpflanze und Unkraut im Stoffwechsel, in Bau und Form, in der Keim-, Saat- und Pflanztiefe, in der Empfindlichkeit bestimmter Entwicklungsstadien sowie der Herbizidaufwandmenge. Die selektiven Herbizide werden nach der Art ihrer Wirkung in Kontakt- und translokale oder systemische Herbizide, nach dem Ort ihrer Wirkung in Boden- und Blattherbizide unterteilt. Kontaktherbizide wirken nur dort, wo sie mit der Pflanze in Kontakt kommen, systemische Herbizide werden von den Wurzeln und Blättern der Pflanze aufgenommen und mit Hilfe der Assimilations- bzw. Transpirationsströme in ihr verteilt. Eine große Anzahl von Herbiziden werden sowohl über den Boden als auch über das Blatt wirksam. Bei den in dieser Arbeit angesprochenen Herbiziden handelt es sich in beiden Fällen um systemische Blattherbizide, die als Blattspritzung oder Stammgrundbehandlung appliziert werden können.

Die Eignung von Herbiziden in ihren Anwendungsbereichen wird normalerweise gemessen am Grad ihres herbiziden Erfolgs einerseits und an den sichtbaren und meßbaren phytotoxischen Nebenwirkungen auf die Kulturpflanze andererseits (VERLOOP und DAAMS 1970; LANZ 1974; BERAN 1976). Hierbei bleibt jedoch eine nicht unerhebliche Anzahl weiterer möglicher Nebenwirkungen unberücksichtigt, die zunächst weder visuell noch meßtechnisch zu erfassen sind. Solche Nebenwirkungen sind grundsätzlich alle über die beabsichtigte Wirkung hinausgehenden Beeinflussungen eines gesamten Biotops und der es bildenden Einzelorganismen, in diesem Falle der Kulturpflanzen. So werden beispiels-

weise sowohl selektive wie auch in subletaler Dosis eingesetzte nichtselektive Herbizide auch von der Kulturpflanze aufgenommen und können in ihr zu zumindest vorübergehenden und nuancierten Veränderungen der physiologischen Vorgänge führen. Es gibt in der Literatur eine Fülle von Erkenntnissen, die diese "direkten" Nebenwirkungen auf Nutzpflanzen betreffen (PALLAS 1963; WALTER 1970; WU 1971, 1972; WIEDMAN 1972; MÜNCH 1972; SASAKI 1967; ELIASSON 1972; HOLZNER 1973; NEWTON 1973; ROHMEDE 1967; OTTA 1974; NEELY 1974; SCHÜTT 1974, 1975; WELLENSTEIN 1974; HUSS 1975; HEITEUSS 1975; LUND-HØIE 1975, 1976; GRATKOWSKI 1977, 1978; ILOBA 1978; SILTANEN 1978; PREEST 1979; GOUIN 1979; ANONYMUS 1980; MICHAEL 1980; LOHBECK 1981; WENDEL und KOCHENDERFER 1982; HORSLEY 1982; COSTONIS 1983; DÄSSLER 1984 et al.). Eine Folge solcher durch Herbizide verursachter Stoffwechselumsteuerungen könnte eine veränderte Prädisposition der Kulturpflanze gegenüber Krankheitserregern sein, da durch sie die äußerst komplexen Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Pathogen in der einen oder anderen Richtung verschoben werden können (GÄUMANN 1951; SCHWERTFEGGER 1981; HOFFMANN et al. 1976; KLINKOWSKI 1965; SMITH 1970; BUTIN 1979; SCHÜTT 1982; DAY 1929).

Die Prädisposition eines Wirtes ist nach SORAUER (1934, 1941) definiert als der "innere Zustand der Geneigtheit oder Vorbereitung einzelner Pflanzen zu gewissen Krankheiten". Er bezeichnet eine spezifische Lage der Reaktionsnorm des Wirtes zur Zeit des parasitischen Angriffs. Bei gegebener genetischer Konstitution des Wirtes wird sie einmal durch das Entwicklungsstadium des Wirtes (normale Disposition) bestimmt und zum anderen durch Umweltfaktoren (abnorme Disposition) wie Nahrungsangebot, Verwundungen, extreme klimatische Verhältnisse oder Einwirkungen chemischer Stoffe, die im Rahmen des Pflanzenschutzes von außen in das Ökosystem eingebracht werden.

Die ungewollte Beeinflussung der Kulturpflanze kann aber auch "indirekter" Natur sein. Eine Herbizidbehandlung kann etwa bei bodenbürtigen Pathogenen durch eine vorübergehende Umstellung des mikrobiellen Gleichgewichts zu einer Veränderung des Infektionspotentials im Boden führen und sich so auf das Krankheitsgeschehen auswirken. Denkbar wäre auch eine direkte Beeinflussung des Pathogens und eine damit verbundene Abschwächung oder Erhöhung seiner Pathogenität gegenüber dem Wirt.

Der Einsatz von Herbiziden in der Land- und Forstwirtschaft erbrachte sehr bald Anhaltspunkte für derartige Nebenwirkungen. Eine erste umfassende Literaturübersicht findet sich bei KÜHLER (1955). Er kommt zusammenfassend zu dem Schluß, daß die Wuchsstoffherbizide 2,4-D und 2,4,5-T bei sachgemäßer Anwendung für die meisten pathogenen Pilze keine Wuchsstoffeigenschaften besitzen und die Krankheitsbereitschaft der mit diesen Arboriziden behandelten Nutzpflanzen nicht verändert wird. Andere Autoren fanden an einer Reihe von Kulturpflanzen nach Behandlung mit diversen Herbiziden eine Verminderung der Schäden durch Pflanzenkrankheiten (KAO 1958; v. WITSCH 1959; VERREET 1978; GROSSBARD 1978, 1979; HEITEFUSS 1978, 1979; GRESSHOFF 1979; ABDALLAH 1979; KARR 1979; FILHO 1980; STEDMAN 1981; JACOBSON 1981; MILLER und AHRENS 1964; CHRISTY 1981; INGRAM 1982). Eine weitaus größere Anzahl von Untersuchungen jedoch berichtet von einer krankheitsfördernden Wirkung (PEEPLS 1970; REXRODE 1971; PETRIE 1973; SUMMER 1974; OKA und PIMENTEL 1976; HODGES 1977, 1978, 1980, 1982, 1983; ILOBA 1978; BENT 1978; CARROL 1979; NILSON 1977; HOLLIDAY 1982; CERKAUSKAS 1983). Die letztzitierten Arbeiten von HOLLIDAY und CERKAUSKAS zeigten einen stimulierenden Einfluß von Glyphosate auf pilzliche Pathogene der Gattungen *Colletotrichum* und *Phomopsis* auf.

BRANDES und HEITEFUSS (1971) konnten in Feldversuchen kurz nach Applikation von verschiedenen Triazin- und Harnstoffderivaten eine Verminderung des Befalls von Weizen mit *Cercospora herpotrichoides* Sad. feststellen, der aber in späteren Stadien eine Erhöhung folgte. Ähnliche Ergebnisse erhielt OULEVEY (1973) in seinen Versuchen über die Herbizidwirkung auf den Befall von Weizenpflanzen nach Infektion mit dem Echten Mehltau (*Erysiphe graminis* de Cand.).

Diese Ergebnisse aus dem Bereich der landwirtschaftlichen Herbizidforschung verdeutlichen, wie unterschiedlich sich eine Behandlung mit Herbiziden auf das Wirt-Pathogen-System auswirken kann. Einen erstklassigen Überblick über den derzeitigen Wissensstand betreffs Nebenwirkungen von Herbiziden auf Kulturpflanzen im landwirtschaftlichen Bereich vermittelt die Sammelarbeit von ALTMAN (1977) und ALTMAN und CAMPBELL (1979). Seit einigen Jahren liegen auch Ergebnisse vor von Untersuchungen an forstlichen Objekten (SCHÖNHAR 1963; WAGENBRETH 1971; KLUGE und WAGENBRETH 1971; RISHBETH 1972, 1976; SCHÜTT 1974, 1977; RAYNER 1977, 1979; BUTIN 1981; PRONOS und PATTON 1977, 1978). Die letztgenannten Autoren konnten in einer weiteren Arbeit (PRONOS und PATTON 1979) sowohl in vivo als auch in vitro zeigen, daß *Armillaria mellea* unter dem Einfluß des Wuchsstoffherbizids 2,4,5-T zu verstärkter Rhizomorphenentwicklung befähigt war. Nach SCHÜTT, et al. (1978) bildet *Armillaria mellea* auf den Stöcken chemisch behandelter Erlen (2,4,5-T) mehr und besser entwickelte Rhizomorphen aus als auf den Stöcken mechanisch abgetöteter Bäume. Auf nicht staunassen Standorten war er häufiger vorhanden als auf staunassen. Schließlich konnte BEIGL (1976) nachweisen, daß eine Behandlung von Kiefern mit 2,4,5-T einen erhöhten Be-

fall dieser Pflanzen durch *Lophodermium pinastri* (Schrad. ex Fr.) Chev. zur Folge hatte und desgleichen Fichtensämlinge nach Vorbehandlung mit Simazin oder 2,4,5-T auf eine Infektion mit den Umfallerreger *Rhizoctonia solani* Kühn und *Pythium* ssp. gegenüber unbehandelten Sämlingen mit einer erhöhten Umfallquote reagierten.

1.2. Problemstellung

Die aus betriebswirtschaftlichen Gründen erfolgende Anwendung chemischer Unkrautbekämpfung seitens der Forstwirtschaft erfordert ein verstärktes Bemühen zur Klärung des Fragenkomplexes, der aus dem Wirkungssystem Wirtspflanze-Pathogen-Herbizid resultiert. Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag dazu leisten.

Ziel der Untersuchungen und Experimente ist es, die Wirkung der Arborizid-Wirkstoffe 2,4,5-T und N-(Phosphonomethyl)glycin (Glyphosate) auf *Armillaria mellea* und auf die Krankheitsdisposition seiner Wirtspflanzen *Picea abies* und *Alnus glutinosa* zu untersuchen. Diese beiden Herbizide werden zur chemischen Läuterung eingesetzt und führen einerseits zuverlässig zu einem Absterben unerwünschten Strauch- und Baumwuchses, andererseits gibt es Hinweise dafür, daß sie - wie in der Literaturübersicht bereits angesprochen - Kultur- und Forstpflanzen physiologisch schwächen, dadurch Mikroorganismen und parasitischen Pilzen den Weg zur Infektion bereiten und möglicherweise auch direkt stimulierend auf die Pathogene einwirken. Die Problemstellung hat eine Gliederung der Untersuchungen in vier Bereiche zur Folge:

1. Experimente zur ökophysiologischen Differenzierung des Pathogens *Armillaria mellea* (Vahl) Quel. Hier sollen an verschiedenen Standorten und von verschiedenen Wirten Proben des Pathogens entnommen werden. Nach erfolgter Anzucht und taxonomischer Zuordnung wird das Wuchsverhalten der einzelnen Isolate unter verschiedenen Nährstoff- und Umweltbedingungen getestet.

2. Infektionsbiologische Untersuchungen und Entwicklung einer Standardmethode zur Infektion großer Individuenzahlen. Hier werden mit einigen Isolaten, die sich in den Experimenten des ersten Teils hinsichtlich ihres biologischen Verhaltens als geeignet für Infektionsversuche erweisen, vorbereitende Inokulationsversuche durchgeführt. Ziel ist die Entwicklung einer standardisierten Methode zur Infektion einer großen Population von Wirtspflanzen.
3. Infektionsversuche an Topfpflanzen im Freiland. Nach Applikation der Arborizide 2,4,5-T und Glyphosate findet die Inokulation der eingetopften Wirtspflanzen mit der unter 2. entwickelten Standardmethode und drei weiteren bewährten Infektionsmethoden statt.
4. Prüfung der Herbizidwirkung auf das Pathogen in vitro. Zur Abrundung der Freilandexperimente und zum Nachweis eines direkten Einflusses der Herbizide auf das Pathogen werden abschließend Wachstumsversuche auf Nährmedien unterschiedlicher Herbizidkonzentrationen und Bewachungsversuche auf Bestandteilen verschiedenartig vorbehandelter Wirtspflanzen durchgeführt.

2. EXPERIMENTE ZUR ÖKOPHYSIOLOGISCHEN DIFFERENZIERUNG DES PATHOGENS ARMILLARIA MELLEA (VAHL) QUEL

2.1. Taxonomie, Verbreitung und Biologie von Armillaria mellea

Der Holobasidiomycet *Armillaria mellea* (Vahl) Quel. = *Armillariella mellea* (Vahl) Karst., im weiteren Verlauf der Arbeit als *A.mellea* bezeichnet, ist in der Ordnung der Agaricales einzureihen in die Familie der Tricholomataceen und deren Gattung *Armillariella* (GÄUMANN 1964). Er wurde zuerst in der Flora Danica von VAHL (1790) als *Agaricus melleus* beschrieben. FRIES (1821) reihte ihn in die Tribus *Armillaria* ein, KUMMER (1871) und QUELET (1872) erhoben *Armillaria* zu einer eigenen Gattung und KARSTEN (1881) ordnete ihn schließlich der Gattung *Armillariella* zu. Heute werden die Bezeichnungen *Armillaria* und *Armillariella* gleichberechtigt und nebeneinander verwendet. In der deutschen Umgangssprache ist er unter den Trivialnamen Hallimasch oder Honigschwamm bekannt. Der honiggelbe Hallimasch gehört zu den wichtigsten und weltweit verbreiteten Baumschädlingen der gemäßigten und tropischen Zonen innerhalb und außerhalb des Waldes. Periodisch ruft er erhebliche Verluste an Nadelhölzern aller Art und Altersklassen hervor. Fast alle Holzarten können von diesem Pilz befallen werden. WOELFLE (1950, 1951) z.B. gibt auf Grund seiner Untersuchungen in Bayern folgende Reihenfolge der Anfälligkeit der wichtigsten Holzarten an: Fichte, Kiefer, Buche, Eiche, Birke, sonstige Laubhölzer und Strobe.

Gemessen an seiner wirtschaftlichen Bedeutung sind die Kenntnisse über die Biologie, das Infektionsverhalten und

die Ökologie von *A.mellea* Überraschend gering. Als Saprophyt lebt er im Boden auf abgestorbenen Holzresten und auf Stubben von Laub- und Nadelbäumen. Sein Mycel findet sich auch zwischen Wurzeln gesunder Bäume, ohne zunächst Schaden anzurichten. Unter besonderen Umständen wird er an lebenden Bäumen plötzlich parasitisch, vor allem wenn der Baum durch Einwirkung bestimmter Streßfaktoren (z.B. Pflanzschock, Schädlingsbefall, Wasser- und Nährstoffmangel, Immissionsbelastung oder durch Belastung der Pflanze bzw. des Bodens durch Umweltchemikalien) geschwächt worden ist. Gelingt es dem Baum nicht, den durch die Rinde in die Wurzel eindringenden Pilz durch histologische oder chemische Barrieren abzuwehren (TIPPETT und SHIGO 1981), so breitet er sich im Kambialbereich zwischen Rinde und Holz aus und erzeugt in weiterer Folge im Stamminneren eine Weißfäule (ZYCHA 1970). *A.mellea* ist gekennzeichnet durch die Ausbildung besonderer Infektionsorgane, der Rhizomorphen, durch die er sich im Bestand weiterausbreitet. HARTIG (1874) erkannte als Erster die Bedeutung dieser in eine Rinden- und Markschicht differenzierten Hyphenstränge für den Infektionsvorgang und konnte die verschiedenen Erscheinungsformen der Rhizomorphen, die *Rhizomorpha subterranea* und die *Rhizomorpha subcorticalis* demselben Erreger, damals als *Agaricus melleus* bezeichnet, zuordnen. Der genaue Mechanismus und der Verlauf der Infektion wurden von THOMAS (1934), SCHMID (1954) und WOESTE (1956) eingehend untersucht und weitgehend aufgeklärt. Der Erreger heftet sich mit der Bodenmodifikation seiner Rhizomorphen, der *Rhizomorpha subterranea*, auf der Wurzel fest, bildet eine Infektionshyphne aus, die *Rhizomorpha fragilis*, und dringt teils mit mechanischer Kraft teils enzymatisch durch die Rinde in das Kambium ein. Hier wächst der Pilz mit der Rindenmodifikation seiner Rhizomorphen, der flachen *Rhizomorpha subcorticalis*, durch die infizierte Wurzel

in den Stamm hinauf, infiziert durch Herzkanäle und Markstrahlen schließlich den Splint und bringt letztendlich den Baum durch Ringelung des Kambiums zum Absterben. Einen Überblick über den derzeitigen Wissensstand hinsichtlich der Infektionsbiologie von *A.mellea* gibt die Arbeit von RYKOWSKI (1978).

Untersuchungen über die Ökologie und das Verhalten des Hallimasch auf verschiedenen Standorten und unter unterschiedlichen Umweltbedingungen liegen in größerem Umfang erst seit einigen Jahren vor (DAY 1929; LAMPSON 1954; GILMOUR 1954; GARRETT 1956; PATTON und RIKER 1959; HESKO 1967; ONO 1970, 1978; SWIFT 1971, 1972; RISHBETH 1972; WENT 1973; RAABE 1975; PRONOS und PATTON 1977; SHIELDS und HOBBS 1979; MUNNECKE 1974; MORRISON 1976; KILE 1980; LUNG-ESCAMANT 1981; RYKOWSKI 1981; FEDOROV und SMOLYAK 1981; GRAMSS 1983). *Armillaria mellea* kommt in Waldbeständen aller Altersklassen bis hin zu jungen Pflanzungen vor. In Neuseeland wiesen *Pinus radiata*-Kulturen in den ersten 3 - 4 Jahren erhebliche Ausfälle durch Hallimaschinfektionen auf, die nach dem 5. Jahr dann zurückgingen (BEVERIDGE 1973). Ähnliche Verhältnisse wurden in Rhodesien an *Pinus elliottii* und *Pinus patula* (SWIFT 1972), in der Normandie an *Picea sitchensis*-Beständen (BOULLARD und GAUDRAY 1975), in Westdeutschland (SCHNURBEIN 1973) und in den Beskiden (HLAWICZKA 1972) auf ungünstigen Standorten bei *Picea abies* beobachtet. Standortsfremde Ökotypen scheinen dem Pilz am wenigsten zu widerstehen. Nach NECHLEBA (1915) und allgemeinen waldbaulichen Erfahrungen gedeiht *A.mellea* besonders gut in Fichtenbeständen, die einen Laubholzbestand ablösen, was im Einklang steht mit der Fähigkeit dieses Parasiten, sowohl saprophytisch an alten Laubholzstubben als auch parasitisch an Nadelholz zu leben. Folgt Nadel- auf Nadelholz, ist die Gefahr einer bestandesumfassenden Infektion nicht so groß. Da *A.mellea* in Form der Rhizomorphen im Waldboden allgegenwärtig ist (MÜNCH 1932; FIEDLER, SCHMALEN und VOSS 1982) und

das Mycel in alten Stubben jahrzehntelang Ernährungsmöglichkeiten findet, ist immer ein gewisses Infektionspotential vorgegeben, welches unter optimalen Boden- und Klimabedingungen seine Wirkung entfalten kann.

Die Aktivität des Hallimasch wird unter anderem beeinflusst durch den pH-Wert und die Temperatur des Bodens, durch die Feuchtigkeit, den Sauerstoffgehalt und die Zusammensetzung des Substrats und nicht zuletzt durch die ihn begleitenden pflanzlichen, tierischen und mikrobiellen Organismen, unter denen auch mögliche Antagonisten zu finden sind. Das pH-Optimum für das Mycel- und Rhizomorphenwachstum unter natürlichen Bedingungen liegt gleichermaßen um 4,5 (SINGH 1982, 1983; FEDOROV und SMOLYAK 1978; MALEK 1966; DIMITRI 1978; LISI 1939; MAŇKA 1978), wenngleich auch in wenigen anderen Fällen von pH-Optima im alkalischen Bereich berichtet wird. (LISI 1939; MORRISON 1974).

Das Temperaturoptimum für die Entwicklung der Rhizomorphen wird in der Literatur einheitlich bei etwa 22 - 25 °C angegeben. Die Wachstumsgrenzen liegen für Rhizomorphen bei 8 °C und 36 °C, für das Mycel bei 1 °C und 40 °C (BLISS 1941, 1946; HESKOVA 1973; SCHÜNHAR 1977; RISHBETH 1978; MAŇKA 1978). Für die Substratfeuchtigkeit geben BENTON und EHRLICH (1941) einen Optimalwert von 150 % an und die ideale Luftfeuchtigkeit für eine gute Entwicklung des Pathogens liegt nach TCHANTURIA (1947) bei 90 - 100 %, während Werte unter 55 % das Wachstum des Pilzes hemmen. "Reife" (schwarze) Rhizomorphen sind auf feuchten Waldstandorten in England auf die oberen 10 cm des Bodens konzentriert, wohingegen sie auf trockeneren Standorten auch in tieferen Bodenschichten zu finden sind. "Unreife" (rote) Rhizomorphen dagegen lassen in ihrer vertikalen Verteilung keine Abhängigkeit von der Feuchtigkeit

des jeweiligen Standortes erkennen (MORRISON 1976). Rhizomorphen reagieren auch sehr empfindlich auf Änderungen in der Zusammensetzung der Bodenatmosphäre. Eine Verringerung des O_2 - respektive Erhöhung des CO_2 -Partialdruckes hat eine sofortige Wachstumsverzögerung des Parasiten zur Folge (SMITH und GRIFFIN 1971; RISHBETH 1978).

Eine entscheidende Rolle in der Ökologie von *A.mellea* spielt die Beschaffenheit des Bodens. Dem Hallimasch entsprechen mesotrope, gut durchlüftete, lockere Braunerden (MALEK 1966) mit einem pH von 4,5 und einem Sandanteil von 90 - 95 % oder 50 - 60 % (FEDEROV und SMOLYAK 1978). Auf Gleyböden und schweren, alkalischen, NaCl-haltigen Böden ist er kaum entwickelt (REITSMA 1932). Hinsichtlich der Eigenschaften der Humusschicht findet *A.mellea* optimale Bedingungen auf Lokalitäten mit mullartigen Moder (MALEK 1966). Untersuchungen zum Nährstoffanspruch von *A.mellea* in jüngster Zeit brachten uneinheitliche Ergebnisse. GUILLAUMIN und LEPRINCE (1979) konnten zeigen, daß mit Lignin und Cellulose (Torf, Kiefernborke) angereicherte Substrate das Rhizomorphenwachstum stimulieren, aber gleichzeitig Zahl und Verzweigung der Rhizomorphen reduzieren. Substanzen mit hohem Gehalt an Stärke (Gerstenmehl) oder an organischem Stickstoff (Luzerne, Guano) hemmen sowohl Wachstum wie Bildung von Rhizomorphen. Diese Hemmung scheint hauptsächlich auf eine Besiedelung der Holzklötzchen durch pilzliche Mikroflora wie Mucorales zurückzugehen. Nach RYKOWSKI (1976) ist der C : N-Quotient für den Ernährungsstatus des Hallimasch von besonderer Bedeutung. Hohe C-Konzentrationen (D-Glucose) führen zu erhöhter Mycelbildung bei gleichzeitiger Reduktion der Rhizomorphenbildung, hohe N-Konzentrationen (L-Asparagin) hemmen ab einem bestimmten Niveau das Luftmycelwachstum. Das Rhizomorphenwachstum wird nach RYKOWSKI (1976) durch hohe N-Konzentrationen gefördert oder durch den Zusammenschluß von Mycel zu höher organisierten Formen möglicherweise erst induziert. So gesehen könnte im C : N - Verhält-

nis einer der Schlüssel für die Steuerung der saprophytischen oder parasitären Lebensweisen von *A.mellea* liegen.

Zahlreiche Autoren berichten auch über Unterschiede in der Pathogenität einzelner Isolate von *A.mellea* und führen diese auf verschiedene Nährstoffansprüche seitens des Pathogens und Standortsansprüche seitens des Wirtes zurück (RAABE 1955, 1972; REDFERN 1975; GRAMSS 1983; SHAW III 1977). Über den seltenen Fall einer Mykorrhizabildung von *Armillaria mellea* mit den Orchideen *Gastrodia elata* und *Galeola septentrionalis* berichten KUSANO (1911), BROOKS (1928), AKAI (1959) und HAMADA (1939 und 1940). Bei dieser Art der Mykorrhizabildung wird die Orchideenknolle durch die eindringenden Rhizomorphen zerstört, das sich bildende Mycel aber auf eine bestimmte Zone innerhalb des Wirtsgewebes durch Verdauungsvorgänge seitens der Wirtszelle beschränkt, so daß sich eine Art Symbiose entwickeln kann. Nur Orchideen mit solch teilweise infizierten Knollen gelangen zur Blüte.

Das Verhalten des Pilzes in Reinkultur wurde von mehreren Autoren behandelt (FISCHER 1909; REITSMA 1932; THOMAS 1934; GARRETT 1953; LAMPSON 1954; RAABE 1966, 1972; GARRAWAY 1966; WEINHOLD und GARRAWAY 1966; GARRAWAY und WEINHOLD 1968, 1970; GARRAWAY 1970; VANCE 1971; VANCE und GARRAWAY 1973; GARRAWAY 1975; GARRAWAY und EDWARDS 1983; RYKOWSKI 1974; SHAW III 1981). ANDERSON und ULLRICH (1981) wiesen in einem Translokationsversuch mit radioaktiver Markierung die Fähigkeit der Rhizomorphen zur Leitung gelöster Substanzen nach.

Neben der Ausbildung vegetativer Verbreitungsorgane wie den Rhizomorphen besitzt der Hallimasch noch eine Eigenheit, die ihm unter den Basidiomyceten eine Sonderstellung einräumt und cytologischer Natur ist. Die Kerne seines vegetativen Mycels

sind diploid (HINTIKKA 1973; KORHONEN und HINTIKKA 1974; TOMMERUP und BROADBENT 1975; ULLRICH und ANDERSON 1978; PEABODY und MOTTA 1978; ANDERSON und ULLRICH 1982; KORHONEN 1983). Damit ist der Hallimasch einer der wenigen diploiden Hymenomyceten, die in der Natur vorkommen. Obwohl die Diploidie die dominierende Phase darstellt, existieren auch heterokaryotische Abschnitte im Lebenszyklus von *Armillaria*. Diploides Mycel mit Schnallenbildung findet sich in zwei verschiedenen Phasen: zum einen kurz nach dem Verschmelzen zweier kompatibler, monokaryotischer Hyphen, das der somatischen Diploidisierung vorausgeht (KORHONEN und HINTIKKA 1974) zum anderen im Hymenium der Fruchtkörper der basidialen Diploidisierung vorgeschaltet (TOMMERUP und BROADBENT 1975; MOTTA und THERRIEN 1978). Daneben existieren nach KORHONEN (1978) und PEABODY und MOTTA (1979) auch Isolate von *A.mellea*, die in ihrem Hymenium keinerlei dikaryotisches Mycel aufweisen und deren Basidien schnallenlos sind. Obwohl keine näheren Kenntnisse über deren Cytologie vorliegen, darf angenommen werden, daß sie einen einfachen diploiden Lebenskreislauf besitzen und daß ihre Basidien unmittelbar aus diploiden Zellen ohne vorhergehende Haploidisierung gebildet werden (KORHONEN 1981). Diese Variante des Lebenszyklus konnte bis jetzt in der Natur nicht nachgewiesen werden, kommt aber unter Laborbedingungen bei der Art *Armillaria ostoyae* Romagn. vor (KORHONEN 1980).

Auf der Basis der Erkenntnisse über die Cytologie und die genetische Konstitution des Hallimasch gibt es seit einiger Zeit Ansätze zu einer weitreichenderen Unterteilung der Taxonomie dieser Pilzart, so daß man nicht mehr von *A.mellea* sondern von einem *A.mellea*-Komplex sprechen muß. Zwar gibt es schon seit längerem Untersuchungen, die sich mit der Frage des Auftretens verschiedener Rassen, respektive Arten von

von *A.mellea* befassen (MC LEAN 1950; RAABE 1955, 1966, 1967, 1969, 1972, 1982; SNIDER 1959; GIBSON und CORBETT 1964; WATLING, KILE und GREGORY 1982), aber in Ermangelung grundlegender morphologischer Unterschiede und cytologischer Differenzierungstechniken waren die genannten Autoren gezwungen, die Einordnung in ein System biologischer Arten nach physiologischen Gesichtspunkten wie unterschiedliche Pathogenität und unterschiedliches Kulturverhalten vorzunehmen. So wurden in den letzten zwanzig Jahren etwa zwanzig taxonomische Arten in aller Welt beschrieben, die alle dem *A.mellea*-Komplex zugerechnet wurden, davon allein sieben in Europa vorkommende (SINGER 1956, 1975, 1977; ROMAGNESI 1970, 1973). Die Versuche, auf der Grundlage dieser Funde eine allgemein gültige Systematik für die Gattung *Armillaria* zu entwickeln, scheiterten jedoch an dem Fehlen sicherer und eindeutiger Unterscheidungsmerkmale für die einzelnen beschriebenen Arten. Erst die Einbeziehung der Kenntnisse und Erfahrungen aus Cytologie und Cytogenetik und die Erarbeitung entsprechender Techniken^{en} wie Interfertilitätstests und Kreuzungsanalysen verhalfen zum entscheidenden Durchbruch. Fast gleichzeitig begannen Pathologen und Mycologen in den USA und in Finnland mit der Entwicklung einer Systematik für den *A.mellea*-Komplex. Nach den Arbeiten von ANDERSON und ULLRICH (1979, 1982, 1983), ANDERSON, ULLRICH, ROTH und FILIP (1979) und schließlich ANDERSON, KORHONEN und ULLRICH (1980) besteht der *Armillaria mellea*-Komplex in den Vereinigten Staaten aus wenigstens zehn reproduktiv isolierten Gruppen. Jede dieser "biologischen Arten" (ANDERSON und ULLRICH 1979) weist eine bifaktorielle Heterothallie mit Kompatibilität auf, die durch die Bildung der glanzlosen und krustenförmigen Mycelstruktur der beiden gepaarten Einzelsporenisolate besser nachgewiesen werden kann als durch die An- oder Abwesenheit von Schnallenbildungen und dikaryo-

tischen Zellen. Unter bifaktorieller Heterothallie versteht man innerhalb der Mykologie den Sachverhalt, daß trotz Anwesenheit beider Geschlechtspotenzen in ein und demselben Individuum die Selbstbefruchtung durch Inkompatibilität (genetisch bedingte Unverträglichkeit) ausgeschlossen ist und es zur sexuellen Vermehrung eines Kreuzungspartners bedarf. Bifaktorielle Geschlechtsdifferenzierung bedeutet, daß sie durch zwei Gen-Paare (Aa/Bb) geregelt wird und so in der Meiose vier haploide Kerne entstehen, von denen jeder eine andere Geschlechtspotenz besitzt.

Parallel zu den Arbeiten von ANDERSON und ULLRICH entdeckte KORHONEN (1978) in Süd- und Mittel-Finnland drei untereinander intersterile (nicht kreuzbare) Arten, die er A, B und C bezeichnete. Beim Vergleich mit aus Frankreich beschafften Kulturen der von ROMAGNESI (1962, 1970, 1973) festgelegten Arten *A.mellea* sensu stricto und *A.bulbosa* (Barla) stellte sich heraus, daß die beiden Sippen mit allen finnischen Arten intersteril sind, obgleich äußere Ähnlichkeiten zwischen ihnen und den finnischen Arten A und B vorhanden sind. Die Art C ist identisch mit der von ROMAGNESI (1970) beschriebenen Spezies *Armillariella ostoyae* synonym mit *Armillaria obscura*. Durch die Untersuchungen von KORHONEN kristallisierte sich allmählich ein System heraus, das den *A.mellea*-Komplex in Europa in fünf intersterile Arten unterteilt. Dieser Sachverhalt wurde inzwischen durch weitere Arbeiten untermauert (KORHONEN 1981; GUILLAUMIN 1981, 1983; RISHBETH 1982; MARXMÜLLER 1982, 1983). Die fünf Komponenten des *A.mellea*-Komplexes in Europa lassen sich folgendermaßen beschreiben:

Spezies A: gefunden in Finnland, Norwegen und UDSSR; typischer Saprophyt, der als Sekundärparasit der am häufigsten anzutreffende Pilz bei der Stockfäule von *Picea abies* ist;

Fruchtkörper: heller, dünner, langer Stiel, gelb beschuppt, Ring filzig und relativ dünn, Hut mit braunen und schwarzen Flecken, Basidien mit Schnallenmycel;

Rhizomorphen: kastanienbraun und gewöhnlich flach;

Reinkultur: diploid, trüb und krustenbildend;

Spezies B: häufig in Süd- und Zentralfinnland, Norwegen und Westdeutschland (München); saprophytisch lebend mit geringer Pathogenität; oft zusammen mit Spezies A auf alten Stubben; auch Stockfäule erzeugend an *Picea abies*;

Fruchtkörper: Hut dunkelgrau, Stielbasis typisch verdickt, Ring dünn und arachnoid (spinnwebig);

Rhizomorphen: dunkelbraun, dünn und zylindrisch;

Reinkultur: diploid, runzelig und submers wachsend, das Agarmedium tiefbraun färbend;

Spezies C: Südfinnland, Polen, England und häufig in Frankreich; hochpathogen; in Frankreich auf Koniferen

(*A. ostoyae*
Romagn.
Herink)

spezialisiert (GUILLAUMIN 1983), wo er Kiefern- und Buchenstubben als Nährstoffquelle benutzend in Pinus-Beständen große Schäden verursachen kann;

=

A. obscura
Secr. Romagn.

kann totes Nadelholz besser ausbeuten als die anderen Arten mit Laubholzspezifität (GUILLAUMIN 1983); auf trockenen Sandböden;

Fruchtkörper: ähnlich Spezies A, Hut sienafarben bis rotbraun, gesprenkelt, mit schwarzen Schuppen an Hut und Stiel, Stiel sehr groß und zylindrisch, mit dickem und baumwollartigen Ring;

Rhizomorphen: rotbraun, wenig verzweigt, rund und langsam wachsend, sehr dünn;
Reinkultur: diploid, glänzend und runzelig, Mycel manchmal auch submers wachsend, das Agarmedium leicht verfärbend;
unter Laborbedingungen einfacher, diploider Lebenszyklus (s. Seite 15);

Spezies D: Frankreich und Westdeutschland, nicht allzu häufig; als einzige Art in Obstgärten und Weinbergen gefunden, dort aber hochpathogener Primärparasit an lebenden Stöcken; Fruchtkörper zu Büscheln verwachsen; auch an Laubholzstubben vorkommen;

A.mellea
sensu
stricto
Korh.

Fruchtkörper: oliv-gelb-grünlich, glänzend, gelb bis bräunliche Schuppen, Stiel lang, an der Basis zusammengedrückt, weinrot, kräftiger, eine Manschette bildender Ring;

Rhizomorphen: gebändert und flach, ähnlich den Rhizomorphae subcorticales, zahlreich, stark dichotom verzweigt, wachsen gekrümmt und torsiert und sehr schnell, brüchig;

Reinkultur: diploid, flache Rhizomorphen, oft nicht melanisiert;

der einzige Vertreter aus dem Komplex, der in der Natur einen vollständig diploiden Lebenszyklus mit aus diploidem Mycel abstammenden Basidien vorweisen kann; schnallenlos; charakteristischer Camembert-Geruch;

Spezies E: Frankreich, England, Deutschland; häufig vorkommend;
die am meisten in Eichenwäldern vorkommende Art;
A.bulbosa (Baria) gewöhnlich saprophytisch, kann aber bei geschwächten
Romagn. Wirten parasitisch werden (Eichensterben in Zentral-
frankreich);

Fruchtkörper: Hut hell, honiggelb bis rötlich, wol-
lige, kleine Schuppen, Stiel dünn und
nackt, ockerfarbig und getigert, Ring
schleierförmig, bald spinnwebig zer-
fetzt;

Rhizomorphen: zylindrisch, lang, monopodial ver-
zweigt, ziemlich gerade wachsen, zum
Teil vernetzt, dunkelbraun bis schwarz,
in vivo lange Leitsysteme bildend, aus
denen Fruchtkörper in einiger Entfer-
nung von der Nährstoffbasis gebildet
werden können;

Reinkultur: das Agarmedium braun färbend, stark
sklerotisch, selten submers wachsend,
dann ohne Rhizomorphen.

Diese Untergliederung des *A.mellea*-Komplexes ist sicherlich
nur der erste Schritt in Richtung einer weltweit und allge-
mein gültigen Systematik der Gattung *Armillaria*. Zu gering
noch ist die Anzahl der Sammlungen und der untersuchten Stand-
orte, um dieses Artenkonzept als nur annähernd abgeschlossen
betrachten zu können. Einige Autoren betreiben bereits eine
weitere Untergliederung des *A.mellea*-Komplexes in Subspezies
(MARXMÜLLER 1982, 1983; GUILLAUMIN 1983). Der Versuch von
ANDERSON, KORHONEN und ULLRICH (1980), die fünf europäischen
und zehn amerikanischen Arten durch Paarungsexperimente in ein
System einzuordnen schlug fehl und brachte eine Reihe uner-
klärlicher Phänomene und Fragestellungen mit sich, deren Lö-
sung die Mykologen der Erstellung eines solchen taxonomischen

Systems wahrscheinlich ein großes Stück näher bringen könnte. Eine Reihe weiterer Autoren berichten von der Entwicklung und Anwendung neuer cytogetischer, biochemischer und molekularbiologischer Methoden zur Verfeinerung ihrer taxonomischen Studien. LUNG-ESCAMANT; DUNEZ und MONSION (1978) und LUNG-ESCAMANT und DUNEZ (1979, 1980) bedienen sich immunologischer Methoden wie ELISA (Enzyme-linked immunosorbent assay) zur Analyse unterschiedlicher Antigene und Antiseren, die jede *A.mellea*-Art spezifisch bildet. Daneben kommen andere immunologische Techniken wie die Agar-Doppeldiffusion, die Immunelektrophorese und die Elektroimmundiffusion sowie Isoenzymstudien zur Anwendung (MORRISON 1982).

Es bleibt zu hoffen, daß mit Hilfe all dieser Methoden bald ein sinnvolles taxonomisches System der Gattung *Armillaria* erstellt werden und damit auch die Aufklärung mancher widersprüchlicher und unverständlicher Resultate, die in Experimenten zur Ökologie und Infektionsbiologie eines für die Forstpathologie weltweit so bedeutenden Parasiten wie *Armillaria mellea* gewonnen wurden, erzielt werden kann.

2.2. Isolierung, Anzucht und Zuordnung verschiedener *A.mellea*-Stämme zu bekannten biologischen Arten

Zur Erfassung der genetischen Streubreite des Parasiten hinsichtlich Anzuchtbedingungen und Vitalität wurden in bayerischen und baden-württembergischen Forstämtern im Herbst 1978 zwölf Isolate *Armillaria mellea* in Form von Rhizomorphen auf

unterschiedlichen Standorten und Holzarten (Laub- und Nadelholz) gesammelt und in Reinkultur gezogen. Einen der Stämme (2) stellte Frau Dr. v. Aufsess vom Institut für Holzfor- schung der Universität München zur Verfügung. Mit diesem Stamm hatte bereits BECKER (1968) vor circa zehn Jahren Ex- perimente im Rahmen seiner Dissertation durchgeführt. Die folgende Zusammenstellung soll einen Überblick über die geo- graphische und biologische Herkunft der gesammelten *A.mellea*- Isolate vermitteln:

STAMM	WIRTSART	HERKUNFTSORT
1	Fichte - Wurzel	Forstamt München (Unterdill, Forstenrieder Park) 1978
2	Eiche - Stamm (Rückeschäden)	Forstamt Rohrbrunn (Dr. v. Aufsess) 1966
3	Fichte - Wurzel	Forstamt Starnberg (Leutstettener Moor) 1978
4	Eiche - Stamm	Forstamt München (wie Stamm 1) 1978
5	Kiefer - Stammfuß	Forstamt Starnberg (Wangen) 1978
6	Eiche - Wurzel	Forstamt München (Forst Kasten) 1978
7	Birke - Stamm	Forstamt München (Forstenrieder Park, Buchenhain) 1978
9a	Spitzahorn - Stamm	Forstamt Ingolstadt (Weichering) 1978
9b	Spitzahorn - Wurzel	Forstamt Ingolstadt (Weichering, anderer Standort) 1978
12	Eiche - Wurzel	Forstamt Rohrbrunn (Spessart) 1978
13	Spitzahorn - Wurzel	Forstamt Ingolstadt (Langenbach) 1978
14	Haselnuß - Stock	Forstamt Ettenheim (Rust) 1978

Die Stämme 9a, 9b und 14 stellte mir freundlicherweise Herr Graf zur Verfügung. Die Standorte ihrer Herkunft waren von einem intensivem Spitzahornsterben betroffen und *A.mellea* war dort in einem großen Umfang anzutreffen. Die anderen Isolate wurden an Standorten gesammelt, auf denen der Hallimasch im Boden in der üblichen Häufigkeit und an einzelnen Stämmen im Bestand anzutreffen war.

Die Anzucht erfolgte auf Malzextraktagar folgender Zusammensetzung:

Malzextrakt (MALTZIN "TROCKEN", DIAMALT) 20 g, Agar-Agar (Type 1615, BEHRENS) 15 g und demineralisiertes Wasser 1000 ml. Das Substrat wurde 20 Minuten lang bei 1,2 Bar = 120 kPa autoklaviert und zu jeweils 25 ml in 20 mm hohe Petrischalen aus Glas mit einem Durchmesser von 9 cm ausgegossen. Etwa 1 cm lange Rhizomorphenstücke wurden nach einer Oberflächensterilisation mit 98 %igem Alkohol und einem 20 sekundigen Bad in konz. H_2O_2 und nachfolgender Spülung in sterilem Wasser auf das 2 %ige Malzsubstrat aufgelegt (pH 6.8) und bei 22 °C und etwa 80 % Luftfeuchtigkeit in Klimaschränken eine Woche lang inkubiert. Nach mehrmaligem Überimpfen lagen die einzelnen Proben schließlich in Reinkultur vor.

Die Identifizierung und Zuordnung der zwölf Isolate zu den einzelnen Arten des *A.mellea* Komplexes erfolgte zu einem Zeitpunkt, als die ökophysiologischen Laborversuche und auch der Großteil der Freilandexperimente bereits abgeschlossen waren, da die Methoden zur cyto genetischen und artspezifischen Bestimmung der *Armillaria*-Arten erst in jüngster Zeit von verschiedenen Autoren beschrieben wurden. Dennoch erschien es ratsam, diese noch durchzuführen, da die Kenntnis über die Zugehörigkeit der untersuchten Hallimaschstämme zu den jeweiligen biologischen Spezies des *A.mellea*-Komplexes einen Beitrag zur Deutung zweifelhafter Versuchsergebnisse erwarten

ließ. Aus Gründen der Abgeschlossenheit soll die Beschreibung dieser Problematik aber zu Beginn dieser Arbeit stattfinden.

Die Methoden zur taxonomischen Bestimmung einzelner *A.mellea*-Funde wurden von KORHONEN (1978), ANDERSON und ULLRICH (1979, 1982) und KORHONEN und HINTIKKA (1980) beschrieben. Wie unter 2.1. bereits ausführlich dargestellt, besitzt der Hallimasch bis auf eine Ausnahme (SPEZIES D) einen diploiden Lebenszyklus, der nur von einer kurzen haploiden (Primärmycel auskeimender Basidiosporen) und zwei dikaryotischen Phasen unterbrochen wird. Die erste kann nach der Paarung zweier kompatibler Primärmycelien vor der somatischen Diplodisierung (Karyogamie) für kurze Zeit beobachtet werden, eine zweite im Hymenium der Fruchtkörper vor der zur Bildung der Basidien führenden Diplodisierung. Die Frage nach der Existenz und dem möglichen Mechanismus einer zweiten - zusätzlich zu der bei der normalen in den Basidien stattfindenden Meiose - vorhandenen Haploidisierung in den Primordien junger Fruchtkörper, wie TOMMERUP und BROADBENT (1975) und PEABODY, MOTTA und THERRIEN (1978) dies fordern, ist noch nicht geklärt.

Die einzelnen genetischen Phasen im Lebenszyklus von *A.mellea* finden ihren Ausdruck in der Ausbildung unterschiedlicher Myceltypen, die man in vitro beobachten kann (HINTIKKA 1973; KORHONEN und HINTIKKA 1974; KORHONEN 1978, 1980, 1981; ANDERSON et al. 1979, 1980, 1982). Dies stellt ein gutes Kriterium zur Unterscheidung kompatibler von inkompatiblen Paarungen haploider Stämme dar, da bei *A.mellea* auf Grund seiner genetischen Besonderheiten die üblichen Unterscheidungsmerkmale wie An- oder Abwesenheit dikaryotischer Zellen und Schnallenbildung nicht anwendbar sind. Die Einordnung unbestimmter Vertreter einer Pilzart in ein taxonomisches System bekannter

biologischer Arten geschieht durch sogenannte Intersterilitätstests. Dabei werden haploide Stämme gepaart und je nach der Beschaffenheit ihrer geschlechtlichen Potenz entstehen bei kompatiblen Kreuzungspartnern dikaryotische Mycelien, während bei inkompatiblen Individuen keine Plasmogamie mit nachfolgender Dikaryophase und Karyogamie stattfinden kann. Die Ursache für ein solches Verhalten ist genetischer Natur und hängt ab von der An- oder Abwesenheit bestimmter Allele im Genom der Kreuzungspartner. Auf dieselbe Art und Weise wird auch die, eine Selbstbefruchtung verhindernde, homogenische Inkompatibilität vieler synözischer Organismen erzeugt. Die Partner kompatibler Paarungen können einer biologischen Art (interfertile Gruppen) zugerechnet werden, die inkompatibler Paarungen nicht (intersterile Gruppen). Im Falle des Hallimasch bilden die haploiden, ungepaarten Einzelsporkulturen und die inkompatiblen Kreuzungen von Einzelsporkulturen in vitro ein weißes, flaumig-flockig-wattiges Luftmycel. Kompatible Kreuzungen erzeugen ein vorwiegend flächiges, braunes und krustenbildendes Mycel, welches von derselben Beschaffenheit ist wie jenes, das man in Kulturen vegetativen Ursprungs aus Fruchtkörpern oder Rhizomorphen erhält. Inkompatible Paarungen ändern die weiße und flockige Struktur des Luftmycels nicht (sicheres Merkmal) und zeigen nur manchmal die Bildung einer Grenzlinie (unsicheres Merkmal). Die Bestimmung unbekannter Arten erfolgt in Kreuzungsexperimenten mit bekannten haploiden Teststämmen. Dazu ist es wichtig, daß auch die zu identifizierenden Partner in haploider Form vorliegen. Reife Fruchtkörper von *A.mellea* mit haploiden Basidiosporen stehen nur während einer kurzen Zeitspanne im Jahr von etwa August bis Oktober zur Verfügung, so daß notwendigerweise Techniken zur Fruchtkörperbildung in vitro angewendet oder erst entwickelt werden mußten (ETTER 1929; REITSMA 1932; TAMBLYN und DA COSTA 1958; HANDKE 1963; RAABE 1972; RYKOWSKI 1974; KORHONEN 1980).

Da in der vorliegenden Arbeit die Fruchtkörperbildung in Reinkultur nur bei zwei der Isolate gelang (Stamm 5 und Stamm 14) und nur in drei weiteren Fällen am selben Standort und Objekt zu einem späteren Zeitpunkt Fruchtkörper gesammelt werden konnten, mußten bei den restlichen Stämmen die Paarungen in der Kombination diploid x haploid durchgeführt werden.

Daß auch Kreuzungen diploid x haploid möglich sind, wurde erstmals von BULLER (1931) beobachtet. Diese von BULLER (1933, 1941) wiederholt festgestellte und von QUINTANILHA (1937) als "Buller-Phänomen" bezeichnete, in die Literatur eingegangene Erscheinung beschreibt die Kopulation zwischen haploiden und bereits dikaryotischen Hyphen. Dabei wird ein haploides Mycel von einem dikaryotischen Mycel durch Kernwanderung vom Dykaryon zum Monokaryon dikaryotisiert. Verschiedene Kombinationen sind möglich (PAPAZIAN 1950; RAPER 1966):

- a. Der Haplont ist mit beiden Kernen des Dikaryons kreuzbar (vollständige Kompatibilität)
- b. Der Haplont ist nur mit einem der beiden Kerne des Dikaryons kreuzbar (Hemikompatibilität)
- c. Der Haplont ist mit keinem der beiden Kerne des Dikaryons kreuzbar (Inkompatibilität)

Die Dikaryotisierung bei einer Paarung diploid x haploid verläuft langsamer als wenn haploid mit haploid gekreuzt wird (KORHONEN 1978) und die Änderung der Mycelstruktur der haploiden Kultur von flockig-weißem Luftmycel zu der flächig-krustigen des Dikaryonten wird nicht in dem Maße vollzogen, wie dies bei einer Paarung haploid x haploid der Fall ist. Manchmal liefern die diploid x haploid-Paarungen diffuse, schwer interpretierbare Bilder, wie Überwachungen

ohne Änderung der Luftmycelstruktur oder unklare Ausbildungen brauner Demarkationslinien. In diesen Fällen kann nur eine haploid x haploid-Paarung eindeutige Resultate bringen. Wenn diploide und haploide Mycelien von verschiedenen biologischen Arten von *Armillaria* gekreuzt werden, bilden sie entlang der Grenzlinie meist braune Pigmente (KORHONEN 1978).

Von den zwölf in Reinkultur gezogenen Isolaten konnten nur bei den Stämmen 5 (Wirtsart Kiefer) und 14 (Wirtsart Haselnuß) in vitro die Bildung von Fruchtkörpern induziert werden. Fruchtkörper der Isolate 4 und 6 (Wirtsart Eiche) und 7 (Wirtsart Birke) wurden demselben Objekt entnommen, von dem auch die Rhizomorphen der entsprechenden Sammlung abstammten. Bei den restlichen Isolaten mußte für die Paarungsexperimente auf das vegetative Pilzmaterial der vermutlich diploiden Reinkulturen zurückgegriffen werden.

Die Züchtung der Fruchtkörper erfolgte nach der von SIEPMANN (1982) persönlich mitgeteilten Methode. Dazu wurden Ahornzweige (*Acer platanoides*), mit Rinde, etwa 0,5 - 1 cm dick, in kleine (2 cm lange) Stücke zerhackt und in 300 ml Weithalserlenmeyerkolben gepackt (Kolben etwa 1/3 gefüllt). Die Kolben wurden mit Leitungswasser bis zum oberen Rand der Ahornstückchen gefüllt, autoklaviert, mit Inokula der einzelnen *Armillaria*-Isolate (diploid) beimpft, acht Wochen im Klimaschrank im Dunkeln bei 20 °C bebrütet. Sodann wurden sie in derselben Klimakammer bei 12 °C und etwa 80 % Luftfeuchtigkeit und einer im 12 Stundentakt wechselnden Licht/Dunkel-Periodik (Leuchtstoffröhren) weitere 12 Wochen gehalten. In zwei der Fälle wurden nach diesem Zeitraum schwächliche, etwa 4 cm große Fruchtkörper gebildet. Eine weitere Inkubation unter denselben Bedingungen brachte auch nach 6 Monaten keine Fruktifikation. Eine Abwandlung der Methode nach KORHONEN (1980) und ein Zusatz von 0.1ppm Natrium Pentachlorophenol

(RYKOWSKI 1974) zum Kulturmedium konnte bei den nicht fruktifizierenden Isolaten letztendlich keine Fruchtkörperbildung induzieren.

Die Isolierung einzelner Sporen aus den zwei in Reinkultur erzeugten und den in der Natur gesammelten Fruchtkörpern erfolgte nach der von KORHONEN (1980) beschriebenen Methode. In einer sterilen Petrischale wurde ein kleines Stück aus dem Inneren des Fruchtkörpers mit einigen Tropfen sterilen Wassers zu einer Sporensuspension verrieben und auf der Oberfläche eines 2 %igen Malzagarmediums in einer Petrischale ausgestrichen. Die Zahl der Sporen auf der Oberfläche des Mediums wurde mit einem Mikroskop annähernd bestimmt. Nach etwa dreitägiger Inkubation bei 20 °C erfolgte von den sich punktförmig entwickelnden Kolonien eine Überimpfung auf das schon bei der Anzucht der Reinkulturen verwendete Standardmedium und Bebrütung bei 22 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit (Standardbedingungen). Damit lagen haploide Einzelsporkulturen der Isolate 4, 5, 6, 7 und 14 vor. Die Isolate 1, 2, 3, 9a, 9b, 12 und 13 standen nur in ihrer vegetativen, diploiden Modifikation für die Interaktionstest zur Verfügung. Haploide Testerstämme der Spezies A, B, C, D und E des europäischen *A.mellea*-Komplexes wurden dem Verfasser freundlicherweise von Dr. Siepmann von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Hann.Münden überlassen. Dabei handelte es sich um je einen Testerstamm der Spezies A, B, C, D und E von KORHONEN und je einen der Spezies A, C und E von SIEPMANN. Die Testerstämme werden im folgenden näher angesprochen:

KORHONEN:

Datum und Herkunft der Fruchtkörperisolate

A4	19.09.75	Finnland, Helsinki	auf Stubben
B4	28.11.77	BRD, München	auf Stubben
C4 (<i>A.ostoyae</i>)	09.10.75	Finnland, Nurmijärvi	<i>Pinus sylv.</i>
D4 (<i>A.mellea sensu stricto</i>)	03.11.77	Frankreich, Eure	auf dem Boden
E4 (<i>A.bulbosa</i>)	03.11.77	Frankreich, Eure	auf dem Boden

SIEPMANN:

		Datum und Herkunft der diploiden Isolate
spez. A	1902/5	18.04.79 BRD, Niederbeisheim aus Rhizomorphen angezüchtet
spec. C (A.ostoyae)	2205/5	18.05.79 BRD, Niederbeisheim aus Rhizomorphen angezüchtet
spec. E (A.bulbosa)	2709/1	03.07.79 BRD, Niederbeisheim aus Rhizomorphen angezüchtet

Bei allen drei Arten erfolgte die Anzucht der Einzelsporkulturen nach vorhergegangener Fruchtkörperbildung im Labor.

Der Ansatz der Paarungsversuche erfolgte sowohl bei den haploid x haploid - Kreuzungen als auch bei den diploid x haploid - Kreuzungen nach der von KORHONEN (1978) und ANDERSON et al. (1979, 1980, 1982) erwähnten Methode. Aus Agar und Mycelium bestehende Inokula (Würfelchen mit einem Volumen von 2 mm^3) der jeweiligen Kreuzungspartner wurden in einem Abstand von 5 - 10 mm auf Petrischalen mit 2 % Malz und 1 % Agar (Standardmedium s.S. 23) ausgebracht und 4 - 6 Wochen im Dunklen bei 22°C inkubiert. Jede der Paarungen wurde in drei Wiederholungen durchgeführt. Bei den Paarungen haploid x haploid setzte die Umwandlung des weißen Luftmycels bereits nach 2 - 3 Wochen sichtbar ein, während sich bei den Paarungen diploid x haploid die Wandlung des haploiden Testerstammes zum krustenbildenden Myceltyp erst nach 4 - 5 Wochen zeigte. Die Paarungen diploid x haploid erbrachten keineswegs immer eindeutige Resultate. Die Überführung des Haplonten in den dikaryotischen Krustenmyceltyp war oft sehr diffus, Grenzlinien waren undeutlich ausgebildet, so daß das öfteren unklar war, ob inkompatible Paarungen vorliegen oder ob es sich nur um die natürlichen Grenzen einer Kolonie handelt und die Bildung brauner Pigmente entlang der Grenzlinien konnte nicht immer als sicheres Zeichen der Inkompatibilität gewertet werden. Die Ergebnisse der Interaktionstest werden in Tabelle 1 und 2 im einzelnen wiedergegeben:

Tab. 1: Ergebnisse der Paarungsversuche haploid x haploid

	4	5	6	7	14
A ₄	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
B ₄	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
C ₄	- - -	+ + +	- - -	- - -	- o o
D ₄	- - -	- - -	- - -	+ + o	- - -
E ₄	+ + +	- - -	+ + +	- - -	+ + +
A _S (1902/5)	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
C _S (2205/5)	- - -	+ + +	- o -	- - -	- - -
E _S (2709/1)	+ + +	- - -	+ + +	- - -	+ + +

Legende zu Tab. 1:

- + = vollständig kompatibel, Krustenmycel
- o = kompatibel, Krustenmycel nur teilweise gebildet
- = inkompatibel, weißes Luftmycel

A₄, B₄, C₄, D₄, E₄: Testerstämme von KORHONEN

A_S, C_S, E_S: Testerstämme von SIEPMANN

Tab. 2: Ergebnisse der Paarungsversuche diploid x haploid
(Buller-Phänomen)

	1	2	3	9a	9b	12	13
A ₄	+ + o	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
B ₄	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
C ₄	- - -	- - -	+ + o	- - -	- - -	- - o	o o o
D ₄	- - -	- - o	- - -	- - o	o o o	- o o	+ + +
E ₄	o + -	o + +	- o o	+ + +	o + +	o + ++	o - -
A ₅ (1902/5)	+ + o	- - -	- - -	- - -	- - -	- o o	- - -
C ₅ (2205/5)	- - -	- - -	+ + +	- - -	- - -	o o -	o o o
E ₅ (2709/1)	- - -	o + +	- - -	++ o +	+ + +	+ o +	- o -

Legende zu Tab. 2:

- ++ = kompatibel; Testerstamm deutlich zum Krustenmycel gewandelt
- + = hemikompatibel; Testerstamm zeigt Ansätze einer Krustenmycelbildung
- o = indifferentes Verhalten; Aussage kann nicht gemacht werden
- = inkompatibel; Testerstamm behält Luftmycelstruktur bei

A₄, B₄, C₄, D₄, E₄: Herkunft KORHONEN

A₅, C₅, E₅: Herkunft SIEPMANN

Um die Grenzen der Interpretationsmöglichkeiten der Ergebnisse besser zu erfassen, die in den diploid x haploid - Kreuzungen gewonnen wurden, erschien es angebracht, auch bei den Isolaten (4, 5, 6, 7 und 14) diploid x haploid - Paarungen durchzuführen, deren haploid x haploid - Interaktionen eine eindeutige Zuordnung zu einer der fünf europäischen Spezies gestatteten. Die nachfolgende Tabelle 3 faßt die Ergebnisse dieser Kreuzungsexperimente zusammen:

Tab. 3: Ergebnisse der Paarungsversuche diploid x haploid mit den Isolaten aus Tab. 1

	4	5	6	7	14
A ₄	- - -	- - -	- - o	- - o	- - -
B ₄	- o -	- - -	o o -	o o o	- - -
C ₄	- - -	o + +	- - -	o - -	- - -
D ₄	- - -	- - -	- - -	o + +	- o o
E ₄	+ o +	- - -	+ ++ o	- - -	+ + +
A _S (1902/5)	- - -	o - -	- o o	- - -	- - -
C _S (2205/5)	- - -	+ o +	- o -	- o -	- o -
E _S (2709/1)	+ + +	- - -	+ o +	- o o	o + ++

Legende siehe Tab. 2 (S. 31)

Die Ergebnisse der einzelnen Paarungen erlauben im großen und ganzen eine Identifikation der in dieser Arbeit untersuchten zwölf *A.mellea*-Isolate anhand des vorliegenden Systems biologischer Rassen des *A.mellea*-Komplexes in Europa. Die haploid x haploid-Paarungen mit den Isolaten 4, 5, 6, 7 und 14 zeigten bis auf Stamm 7 eine klare Umwandlung des fläusartigen Luftmycels in das flächige Krustenmycel. Beim Isolat 7 war diese nicht so ausgeprägt, die beiden Partnermycelien aber hatten sich vollständig vermischt und vom Zentrum der gemeinsamen Kultur ausgehend konnte in zwei der drei Wiederholungen einsetzende Verkrustung beobachtet werden, so daß eine Identifizierung dieses Isolats als Spezies D gesichert erscheint. Der Stamm 7 zeigte in mancher Hinsicht auch in den weiteren Untersuchungen ein abweichendes Verhalten, auf das an Ort und Stelle eingegangen wird. Die diploid x haploid-Paarungen mit denselben Isolaten (Tab. 3) bestätigen die erhaltenen Resultate.

Dagegen gestaltete sich die Interpretation der Erscheinungsbilder aus den diploid x haploid-Paarungen mit den Isolaten 1, 2, 3, 9a, 9b, 12 und 13 erheblich schwieriger. Die Überführung des Haplonten in den dikaryotischen Zustand, als braune Krustenbildung sich manifestierend, verlief zögernd und unvollständig. Es entstanden Kulturbilder mit undeutlichen Grenzen, sich überlappenden Luftmycelien, ungewöhnlichen Pigmentierungen und Rhizomorphenverflechtungen. Mit Hilfe des Vergleichs der Ergebnisse der haploid x haploid- und diploid x haploid-Paarungen bei leichter identifizierbaren Isolaten 4, 5, 6, 7 und 14 sollte aber doch eine annähernde Identifikation der Isolate 1, 2, 3, 9a, 9b und 12 ermöglicht werden. Die diploid x haploid-Paarungen der auch in Einzelsporkulturen vorliegenden Isolate 4, 5, 6, 7 und 14 zeigten zumindest einen deutlichen Trend in Richtung der Ergebnisse, die sich dann in den haploid x haploid -

Paarungen einstellten (Tab. 1 und 3). Auf Grund dieses Sachverhalts erfolgte die in Tab. 3 zusammengefasste Interpretation der einzelnen Paarungseffekte und damit auch die Eingliederung der Isolate in das System biologischer Arten, wie dies abschließend in einer Übersicht dargestellt ist:

ISOLAT	WIRTSART	SPEZIES
1	Fichte	A A.bulbosa (?)
2	Eiche	E A.bulbosa
3	Fichte	C A.ostoyae (?)
4	Eiche	E A.bulbosa
5	Kiefer	C A.ostoyae
6	Eiche	E A.bulbosa
7	Birke	D A.mellea sensu stricto
9a	Spitzahorn	E A.bulbosa
9b	Spitzahorn	E A.bulbosa
12	Eiche	E A.bulbosa
13	Spitzahorn	D A.mellea sensu stricto (?)
14	Haselnuß	E A.bulbosa

Als gesichert identifiziert können gelten die Isolate 2, 4, 5, 6, 7, 9a, 9b, 12 und 14. Die Isolate 1, 3 und 13 wurden unter Vorbehalt ihren Spezies zugeordnet. In ihrem Fall hätte nur eine, leider hier unmögliche, haploid x haploid - Paarung eine sichere Bestimmung zugelassen.

2.3. Wuchsverhalten der isolierten Stämme auf verschiedenen Substraten

Der Schwerpunkt dieser Arbeit lag bei Inokulationsversuchen an Fichte und Erle, die in unterschiedlicher Weise mit Herbiziden vorbehandelt waren. Dies erforderte ein genaues Kennenlernen und eine ökophysiologische Auslotung der zur Verfügung stehenden Isolate des *A.mellea*-Komplexes, um die für die Inokulation am besten geeigneten Stämme zu ermitteln. Aus diesem Grund wurden die zwölf Isolate bezüglich Wuchsverhalten, Rhizomorphenbildung und Wachstumsintensität auf verschiedenen Nährsubstraten getestet. Folgende Versuche wurden durchgeführt:

Wachstum

- auf unterschiedlichen Nährböden
- in Abhängigkeit von der Zeit (Wachstumsgeschwindigkeit)
- in Dauerkulturen
- auf Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Erle in 2 %igem Malzagar
- auf Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Erle ohne Malzzusatz in reinem Agar
- auf einer Sägemehlaufschwemmung mit Leitungswasser
- in einer Schüttelkultur in 2 %iger Malzlösung
- auf auf voll bewachsene Malzagarplatten (2 %) gelegten Fichten- und Erlenholzscheibchen
- auf Streu, Wurzelrinde und Wurzelstückchen von Fichte und Erle unter sterilen und unsterilen Bedingungen
- von Rhizomorphen in verschiedenen Substraten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle
 - unter unsterilen Bedingungen
 - unter sterilen Bedingungen

2.3.1. Material und Methoden

Wenn nicht anders vermerkt, wurden alle Kulturansätze in Klimaschränken unter Standardbedingungen (pH 6,8, Luftfeuchtigkeit 80 %, Temperatur 23 °C) in Petrischalen (aus Glas, Höhe 20 mm, Durchmesser 9 cm) in 25 ml Standardmedium inkubiert. Das Standardmedium, ein Malzextraktagar (ME), setzte sich folgendermaßen zusammen: Malzextrakt (MALTZIN "Trocken", DIAMALT) 20 g, Agar-Agar (Type 1615, BEHRENS) 15 g und demineralisiertes Wasser 1000 ml. Zur Sterilisation wurde das Substrat 20 Minuten lang bei 1,2 Bar (120 kPa) autoklaviert. Wenn nötig, wurden Oberflächensterilisationen mit 98 %igem Alkohol, einem 20 sekündigem Bad in konz. H_2O_2 und nachfolgender Spülung in sterilem Wasser durchgeführt. Pro Versuchsansatz gab es 3 - 4 Wiederholungen.

2.3.1.1. Wachstum auf unterschiedlichen Nährböden

Neben dem Standardmedium (ME) wurde ein 4 %iger Malzagar (40 g MALTZIN, 15 g Agar-Agar, 1000 ml dem. H_2O) und ein 10 %iger Hafermehlextraktagar (100 g Hafermehl mit allen Gerüstsubstanzen und nicht extrahiertem Malz, 15 g Agar-Agar, 1000 ml dem. H_2O) verwendet. Der Hafermehlextrakt wurde zweimal autoklaviert und der Zusatz des Agars erfolgte erst vor dem zweiten Autoklavieren.

2.3.1.2. Wachstum in Abhängigkeit von der Zeit (Wachstumsgeschwindigkeit)

Die Mycelfronten und Rhizomorphensprosse wurden in geeigneten Abständen (alle 5 Tage) auf der Unterseite der Petrischale mit einem Filzstift markiert, nach Abschluß des Versuchs auf Papier übertragen und mit einer Schablone gemessen. Die durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit wurde ohne Berücksichtigung der Startphase berechnet (Beginn der Messung nach 2 - 5 Tagen).

2.3.1.3. Wachstum in Dauerkulturen

Für die Dauerkulturen wurden Schrägagarröhrchen mit ME hergestellt, die nach einer gewissen Anwachsphase von etwa 10 Tagen im Kühlschrank bei 4 °C aufbewahrt wurden. Im Abstand von 6 Monaten erfolge ein neuer Ansatz von Dauerkulturen.

2.3.1.4. Wachstum auf Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Erle

Holzwürfelchen mit dem Volumen 1 cm³ und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Roterle wurden nach der von RYPÁČEK (1966) beschriebenen Methode einer unterbrochenen Sterilisation bei verhältnismäßig niedriger Temperatur (50 - 60 °C) unterzogen. In einem Trockenschrank wurden die Holzproben 36 - 48 bei 60 °C getrocknet, dann 24 Stunden bei Zimmertemperatur aufbewahrt und erneut 24 Stunden bei 60 °C im Trockenschrank gehalten. Dieser Vorgang wurde noch zweimal wiederholt. Die Anwendung höherer Temperaturen bei der Sterilisation des Holzes, die zu einer teilweisen Zersetzung desselben und seiner Inhaltsstoffe und damit zu einer Hemmung des Pilzwachstums durch freiwerdende Fettsäuren führen könnte, werden auf diese Art und Weise vermieden.

2.3.1.4.1. in 2 % Malzagar

Die sterilisierten Holzbestandteile wurden in ein sich in der Abkühlung befindliches, autoklaviertes Standardmedium eingebettet und in der üblichen Art und Weise bebrütet.

2.3.1.4.2. in reinem Agar ohne Malzzusatz

Bei diesem Versuchsansatz erfolgte die Einbettung in ein Minimalmedium, das nur Agar-Agar ohne jeglichen Zusatz von Malz enthielt.

2.3.1.5. Wachstum in einer Sägemehlaufschwemmung mit Leitungswasser

Sägemehl, das auf die schon beschriebene Weise einer schonenden Sterilisation unterzogen wurde, diente in einer Aufschwemmung mit Leitungswasser als weitere Nährtestsubstanz. Die Sterilisation erfolgte, da ein zweimaliger Versuchsan-satz unter unsterilen Bedingungen nicht ausgewertet werden konnte.

2.3.1.6. Wachstum in einer Schüttelkultur in 2 %iger Malzlösung

Bei den Schüttelkulturversuchen diente als Nährmedium eine 2 %ige Maltzinlösung, die in Erlenmeyerkölbchen nach Beimpfung auf einem Schüttelgerät 3 Wochen bei Zimmertemperatur und einer natürlichen Tag/Nacht-Periodik inkubiert wurde.

2.3.1.7. Wachstum auf auf voll bewachsene Malzagarplatten (2 %) gelegten Fichten- und Erlenholzscheibchen

Auf schonende Weise sterilisierte Scheibchen aus Fichten- und aus Erlenholz wurden auf völlig bewachsene Kulturplatten eines jeden *A.mellea*-Isolats gelegt und zwei Wochen lang unter Standardbedingungen hinsichtlich ihrer Bewachung beobachtet.

2.3.1.8. Wachstum auf Streu, Wurzelrinde und Wurzelstückchen von Fichte und Erle unter sterilen und unsterilen Bedingungen

In großen Petrischalen und Frischhalteschalen aus Plexiglas wurden Wurzelstücke, Wurzelrindenteile und Laub- und Nadelstreu von Fichte und Erle unter unsterilen Bedingungen mit jedem Isolat beimpft und im Keller bei 15 °C im Dunklen gehalten. Als Inokula dienten der jeweiligen Holzart entspre-

chende Stücke in einem vorherigen Versuch bewachsener Holz-scheibchen (2.3.1.4.). In den etwas größeren Frischhalte-schalen wurden an verschiedenen Stellen (bis zu 3) Inokula ausgebracht.

2.3.1.9. Rhizomorphenwachstum in verschiedenen Substraten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle

Dieselben Frischhalteschalen fanden auch bei den Wachstums-tests in verschiedenen Substraten ihre Verwendung. Folgende natürliche Substrate wurden hinsichtlich ihrer ernährungs-physiologischen Bedeutung für den Hallimasch untersucht:

Substrat	pH	Zusammensetzung und Eigenschaften
Sand	7,1	Flußsand, Schweißsand, fein
Torf	4,8	saurer Gartentorf
Walderde	7,8	locker, Standort mit Urtica-Besatz
Pflanzsubstrat	6,2	zu gleichen Teilen aus Sand, Torf und Walderde
Kontrolle	7,0	steriles Wasser mit Zellstoffeinlage

2.3.1.9.1. Unsterile Bedingungen

Knapp unter die Oberfläche der jeweiligen Substrate wurden Stücke bewachsener, aus früheren Versuchen stammender Holz-scheibchen (2.3.1.4.) als Inokula gebettet und im Keller bei 15 °C im Dunklen aufbewahrt. In beiden Versuchsreihen (2.3.1.8. und 2.3.1.9.) erfolgte zum Schutz vor Austrocknung einmal in der Woche ein Gießvorgang und eine Abdeckung der Versuchsgefäße mit luftdurchlässiger Frischhaltefolie. Die Inokula wurden gewogen und die Rhizomorphen gezählt. Zur Auswertung wur-

den die Inokula mit den an ihnen hängenden neugebildeten Rhizomorphen gewaschen, von Erde gesäubert, gewogen und die Rhizomorphen wieder gezählt. Bei allen Versuchsansätzen wurde dafür Sorge getragen, daß Feuchtigkeit und Durchlüftung der Böden annähernd konstant blieben.

2.3.1.9.2. Sterile Bedingungen

Derselbe Versuch wurde auch unter sterilen Bedingungen durchgeführt. Zu diesem Zweck wurden die verwendeten Substrate einem zweimaligen Autoklavievorgang unterzogen und anschließend beimpft. In der Folge wurde wie unter 2.3.1.9. verfahren.

Wenn nicht anders beschrieben, fanden die Inokulationen mit immer gleich großen und soweit möglich gleichartigen Impfstücken statt. Diese Standardinokula waren Würfelchen (2 mm^3) aus Agar und Mycelium, wobei darauf geachtet wurde, daß das Verhältnis Mycel zu Agar in jedem Impfstückchen immer dasselbe blieb.

2.3.2. Ergebnisse

Die Auswertung der Versuche erfolgte unter Berücksichtigung der folgenden Kulturmerkmale:

- Flächenwachstum (Plattenfläche 100 %)
- Bildung von Rhizomorphen
- Verzweigungsgrad der Rhizomorphen
- Dicke der Rhizomorphen
- Länge der Rhizomorphen
- Anzahl der Rhizomorphen
- Farbe der Rhizomorphen
- Myceltyp

Die Klassifizierung des Bewachungsgrades und der Rhizomorphenbildung wurde nach folgenden Schemata vorgenommen:

<u>Bewachungsgrade</u>	<u>Rhizomorphenbildung</u>
(flächiges Mycel)	(länger als 3 cm)
1 = sehr gut (80 - 100 %)	1 = viele Rhizomorphen
2 = mittelmäßig (30 - 80 %)	2 = bis 10 Rhizomorphen
3 = schlecht (0 - 30 %)	3 = bis 5 Rhizomorphen
4 = nicht (0 %)	4 = keine Rhizomorphen
	s = schwarze bis braune und reife, meist dickere Rhizomorphen
	w = weißliche bis sich rötlich verfärbende, junge, meist feinere Rhizomorphen
	m = Mycelwachstum ohne Bildung von Rhizomorphen

Die Einteilung in die einzelnen Klassen der Bewachungsgrade erfolgte anfangs durch Abschätzung, später dann nach der von SCHWANTES und SATTLER (1971), LILLY (1951) und SCHWARTZ (1961) beschriebenen Methode. Die Fläche der Pilzkolonien und die vorrückende Mycelfront wurde mittels eines durchsichtigen Millimeterpapiers ermittelt, ebenso die Längen der Rhizomorphen, die auf das graduierte Papier übertragen und mit einem Kurvenmesser bestimmt wurden.

2.3.2.1. Wachstumsgeschwindigkeit, Wachstumsintensität und Rhizomorphenbildung

2.3.2.1.1. Wachstum auf unterschiedlichen Nährböden

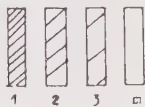
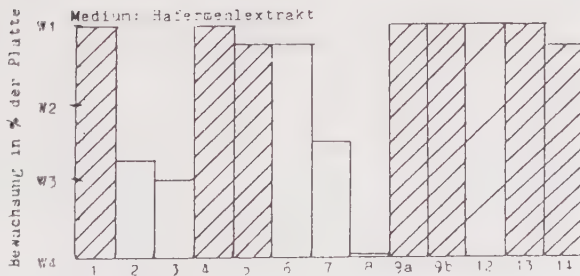
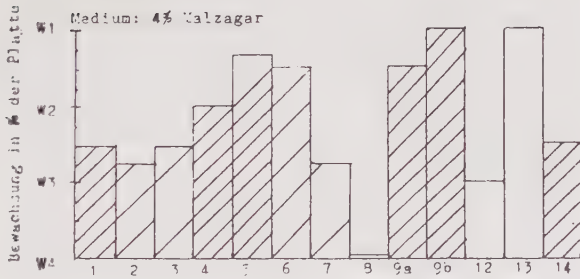
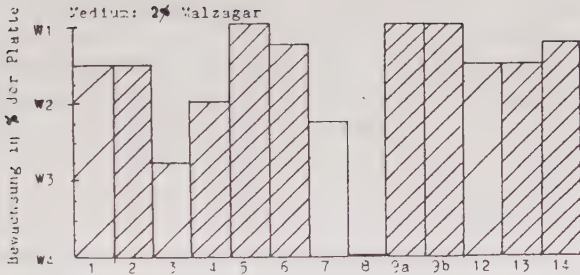
Das Wachstum des Mycels und die Bildung von Rhizomorphen verschiedener Stämme des *A.mellea*-Komplexes auf dem 2 %igen und 4 %igen Malzextraktmedium sowie auf dem Hafermehlextrakt Nähr-

boden weist im Vergleich keine großen Unterschiede auf (Abb. 1; Tab. 4). Bei manchen Isolaten zeigt sich eine Wachstumshemmung im 4 %igen ME, die auch als eine Verringerung der Rhizomorphenbildung beobachtet werden kann. Im Hafermehlextrakt finden sich ähnliche Verhältnisse wie im Standardmedium, das Wachstum und die Rhizomorphenbildung betreffend, so daß die Entscheidung über die Verwendung einer Kulturmethode im gesamten Experimentalbereich dieser Arbeit zugunsten des 2 %igen Standardmediums (ME) ausfiel, auf Grund seiner technisch weniger aufwendigen Herstellung. Auf allen drei Medien zeigen die Isolate 1, 5, 9a, 9b und 13 ein gutes Wachstum von Mycel und Rhizomorphen. Die Rhizomorphen des ME-Nährbodens (2 %) aber sind verglichen mit denen der auf den anderen Medien entwickelten stärker melanisiert, dicker und verzweigter ausgebildet, sowie zu einem früheren Zeitpunkt entwickelt. Eine Nachauswertung nach 60 Tagen erbrachte keine nennenswerte Änderung mehr im Verhältnis ihres Wachstums in den drei untersuchten Medien.

2.3.2.1.2. Wachstum in Abhängigkeit von der Zeit

Die Wachstumsgeschwindigkeit der verschiedenen Isolate von *A. mellea* unter Standardbedingungen in einem 2 % ME zeigt Abb. 2 (S. 44, vgl. Tabelle 5). Ihre Bestimmung wurde unter 2.3.1.2. (S. 36) näher beschrieben. Für die Geschwindigkeiten der einzelnen Isolate wurden die nachfolgenden Werte ermittelt. Sie sind in abnehmender Reihenfolge dargestellt:

Isolat	v in (mm/d)
14	3,30
9b	2,70
9a	2,25
12	1,90
6	1,56
1	1,33
5	1,30
13	1,26
2	0,93
3	0,70
7	0,63
4	0,53



1 = viel Rhizomorph
 2 = bis 10 "
 3 = bis 1 "
 4 = nur Mycel

W1 = 90-100%
 W2 = 30-80%
 W3 = 0-30%
 W4 = 0%

Abb. 1: Wachstumsverhalten und Rhizomorphbildung verschiedener Isolate des A. bellii-Komplexes auf unterschiedlichen Nährboden (Auswertung nach 30 Tagen).

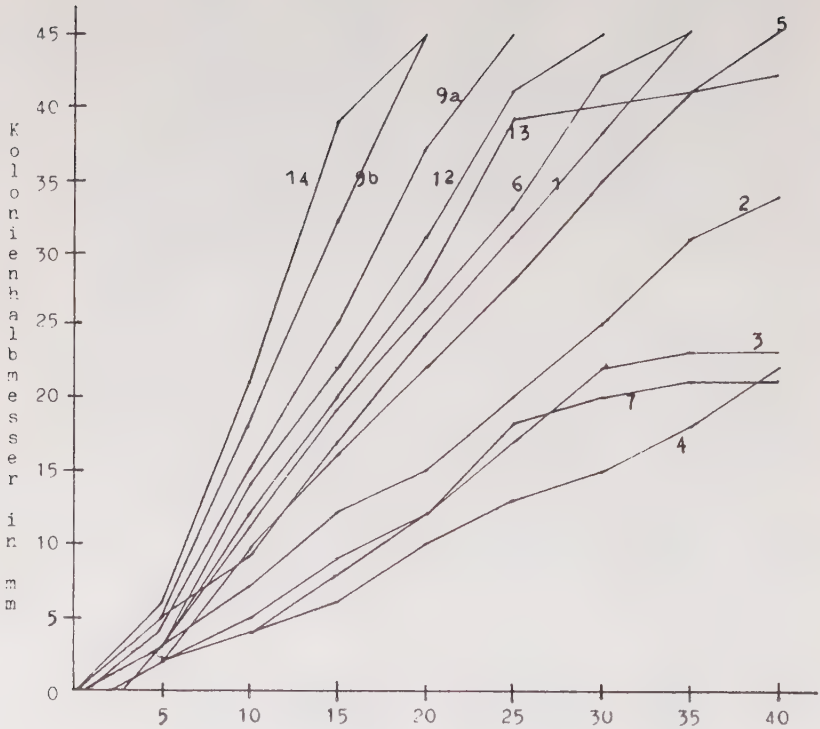


Abb. 2 : Wachstumsgeschwindigkeit von *A. mellea* in 2%igem Malzagar bei 22 °C, 80 % Luftfeuchtigkeit und pH 6,8 ($\bar{x}$ = Mittelwerte der Kolonienhalbmesser aus vier Versuchsansätzen).

Auffallend ist, daß es sich bei den schnell wachsenden Stämmen ausnahmslos um solche handelt, die als Parasiten von Laubbäumen isoliert wurden und die von Standorten intensiven pathologischen Geschehens stammten (Spitzahornsterben in den Donauauen und im Oberrheintal). Die in diesem Versuch ermittelten Wachstumsgeschwindigkeiten der in ihrer aktiven parasitischen Phase isolierten Stämme 14, 9b, 9a und 12 liegen mit 1,9 - 3,3 mm/d deutlich über den von RYPÁČEK (1966) angegebenen Wert von 1,34 mm/d für *Armillaria mellea* bei 27 °C Optimaltemperatur und einem vergleichbaren Nährboden. Vergleicht man die Wachstumskinetiken aller untersuchten Isolate, so kann man drei Grundtypen feststellen:

- Stämme, die innerhalb der Versuchsdauer nach einer normalen Anlaufphase mehr oder weniger linear weiterwachsen (2, 1, 5, 4)
- Stämme, die nach einer kurzen Anlaufphase relativ steil in die exponentielle Phase gelangen und diese über die ganze Versuchsdauer beibehalten (14, 9b, 9a, 12)
- Stämme, die während der relativ kurzen Versuchsdauer nach einer kurzen Anlauf- und exponentiellen Phase sehr bald in die stationäre Phase gelangen, also einen ausgeprägten sigmoiden Kurvenverlauf aufweisen (6, 3, 7 und 13).

Der Aussagekraft der in diesem Versuch erhaltenen Ergebnisse war eine natürliche Grenze gesetzt durch die Begrenzung der Kulturplatte. Manche Isolate hatten sehr schnell die ganze Oberfläche bewachsen. Ihr weiteres Wachstum war so der Messung entzogen.

2.3.2.1.3. Wachstum in Dauerkulturen

Das Wachstum in den Schrägagarröhrchen der Dauerkulturen bestätigte im großen und ganzen die Ergebnisse aus dem Bewachungsversuch auf drei künstlichen Nährböden (Abb. 1 und 3, S. 43 und 46). Ein intensives und schnelles Wachstum zeigen

wieder die Stämme 2, 5, 6, 9a, 12 und 14. Eine Auswertung nach 30 Tagen gegenüber der ersten nach 10 Tagen brachte bei einigen Isolaten noch einen Wachstumszuwachs in der Größenordnung von etwa 30 %. Abb. 3 gibt die Ergebnisse wieder.

Isolate	Auswertung nach 10 Tagen		
1	3	3	2
2	2	1	1
3	2	3	3
4	1	2	2
5	1	1	1
6	1	1	1
7	3	3	2
9a	1	1	1
9b	1	1	1
12	1	2	2
13	2	3	3
14	1	1	1

Abb. 3: Wachstumsintensität und Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Isolate von *Armillaria mellea* in 2 %igem Malzagar in Schrägagarröhrchen (1 = sehr gut gewachsen (80 - 100 %); 2 = mittelmäßig gewachsen (30 - 80 %); 3 = schlecht gewachsen (0 - 30 %))

2.3.2.1.4. Wachstum auf Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von Fichte und Erle in 2 %igem Malzagar bzw. reinem Agar ohne Malzzusatz

Abb. 4 (S. 48, vgl. Tab. 6) zeigt das Verhalten der Hallimaschstämmen auf Holzstückchen und auf Sägemehl von Fichte und von Roterle. Es wurde dabei differenziert in Kern- und Splintholz, da man von *A.mellea* weiß, daß er im Kambialbereich und Splint parasitieren kann, andererseits aber auch im Stamminneren als Weißfäuleerreger das Kernholz angreifen kann. Wiederum zeigen die Stämme 5, 9a, 9b, 12 und 14 starkes Wachstum sowie eine stärkere Tendenz zur Rhizomorphenbildung. Kern- und Splintholz wurden bei Erle und Fichte in gleichem Umfang bewachsen. Bei beiden Holzarten war ein intensiverer Bewuchs der Nährböden aus Sägemehl und Malzagar gegenüber den Holzklötzchen zu verzeichnen. Auch die Bildung von zahlreichen verzweigten Rhizomorphen erfuhr in dem flächigen Medium von Malzagar und Sägespänen eine deutliche Steigerung. Die Erlensägemehlplatten wurden nahezu von jedem Stamm gleich stark und vollständig mit einem krustenartigen, derben Mycel und submersen Rhizomorphen bewachsen. Das gleiche galt für das Medium aus Fichtensägemehl. Zwischen Versuchsansatz und Auswertung lag ein Zeitraum von 4 Wochen; eine Zwischenbonitur nach 14 Tagen zeigte bereits eine starke Bewachsung der einzelnen Holzkomponenten durch die Isolate 1, 2, 5, 9a, 9b, 12 und 14. Über eine mögliche Korrelation zwischen ursprünglicher Wirtsart und Verhalten in der Bewachsung entsprechender Holzbestandteile derselben (Paralleltest) oder einer gegensätzlichen (Kreuztest) Wirtsart ist zu einem späteren Zeitpunkt die Rede. Insgesamt läßt sich sagen, daß Erle tendenziell lieber als Substrat angenommen wird als Fichte, Splintholz dem Kernholz in geringem Umfang vorgezogen wird, aber Sägemehl bei beiden Holzarten deutlich über die Holzklötzchen dominiert. Im stammspezifischen Besiedelungsverhalten traten allerdings erhebliche Unterschiede zutage. Auch davon wird später berichtet werden.

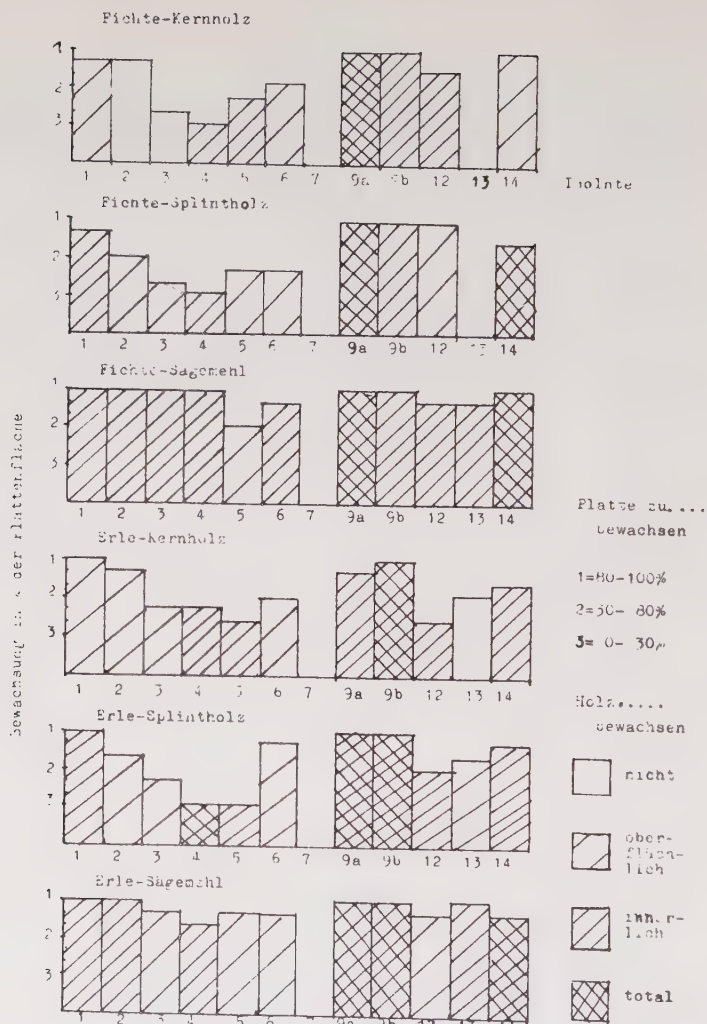


Abb. 4: Bewachungsversuch in 2% Malzagar-Holzstückchen und Sägemehl aus kern- und Splintholz von Fichte und Rot-erle (Auswertung nach 2 Monaten).

Dieselben Untersuchungen wurden mit einem Medium durchgeführt, das nur aus den Holzkomponenten und Agar-Agar bestand. Hier zeigten sich nun klare Unterschiede hinsichtlich Besiedelungspräferenzen bestimmter Holzarten und Holzkomponenten. Eine eindeutige Bevorzugung des Erlenholzes als Substrat unter Minimalbedingungen (ohne Malzzusatz) sowie eine erneute Vorliebe für das angebotene Sägemehlmedium gegenüber den Holzklötzchen bei Erle bilden die Hauptaussage dieses Experiments (Abb. 5, S. 50, vgl. Tab. 7). In einigen Fällen wurde nach Bewachung des Holzmaterials der Erle ein Rhizomorphenwachstum durch den substratleeren Agarraum der Schale beobachtet. Diese submers wachsenden Rhizomorphen suchten alsbald Anschluß an den Luftraum durch Änderung ihrer Wachstumsrichtung nach oben. Nur wenige der *A.mellea*-Isolate sind unter diesen Minimalbedingungen überhaupt in der Lage, eine der dargebotenen Holzformen aus Fichte zu akzeptieren. Dabei handelt es sich um die Stämme 1, 3, 7, 9a und 14. Die Unterschiede in der Verwertung von Kern- und Splintholz sind hier bei Fichte und Erle noch weniger ausgeprägt als vorher. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß in beiden Versuchen in der Besiedelung angebotener Holzformen und Holzarten deutliche stamnesspezifische Abweichungen festgestellt werden können, daß sich aber von den untersuchten Isolaten einige auf allen getesteten Substraten durch hervorragendes Wachstum auszeichnen und in der Konkurrenz um Nährstoffe klare Vorteile haben. Zu diesen Stämmen gehören die *Hellimasch*-Isolate 9a und 14.

2.3.2.1.5. Wachstum in einer Sägemehlaufschwemmung mit Leitungswasser

In einem weiteren Versuch wurde das Wachstum der verschiedenen Isolate von *A.mellea* in einer Sägemehlaufschwemmung mit Leitungswasser untersucht. Der pH-Wert des Substrats betrug etwa 5. Nur die "Breitbandstämme" 9b und 14, sowie überraschenderweise der Stamm 4 waren in der Lage, das dargebotene Substrat anzunehmen. Abb. 6 und Tab. 8 verdeutli-

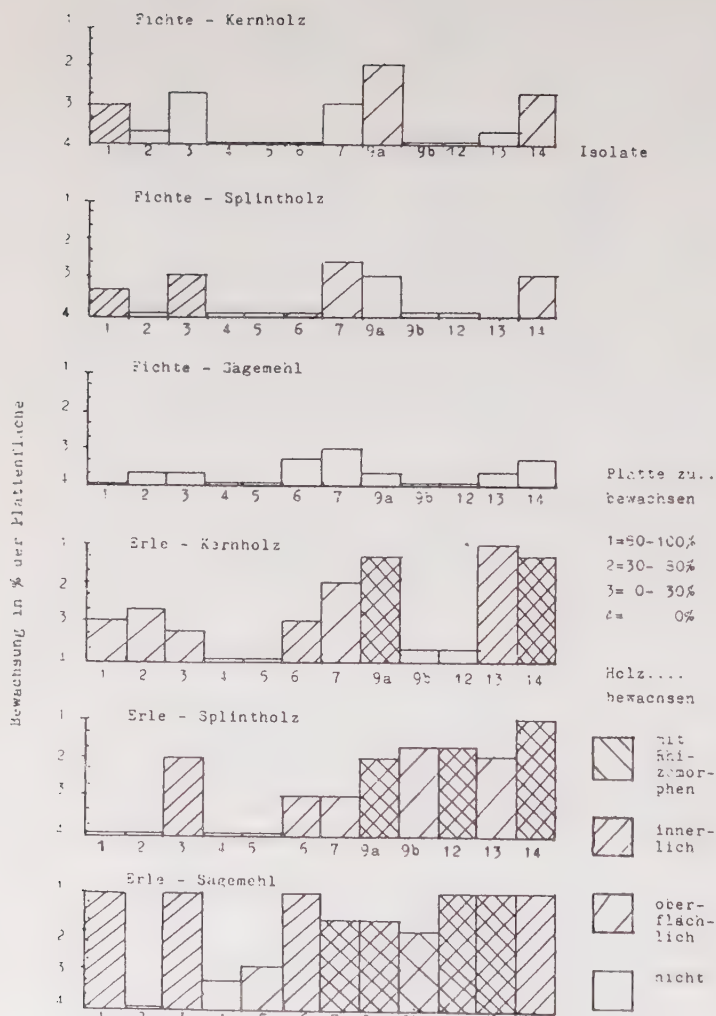


Abb. 5: Bewachungsversuch in reinem Agar ohne Malzzusatz:
Holzstücken und Sägemehl aus Kern- und Splintholz
von Fichte und Roterle (Auswertung nach 2 Monaten).

chen die Ergebnisse. In diesem Medium kam es nur zu einem Rhizomorphenwachstum, ein flächiges Mycel konnte sich nicht entwickeln.

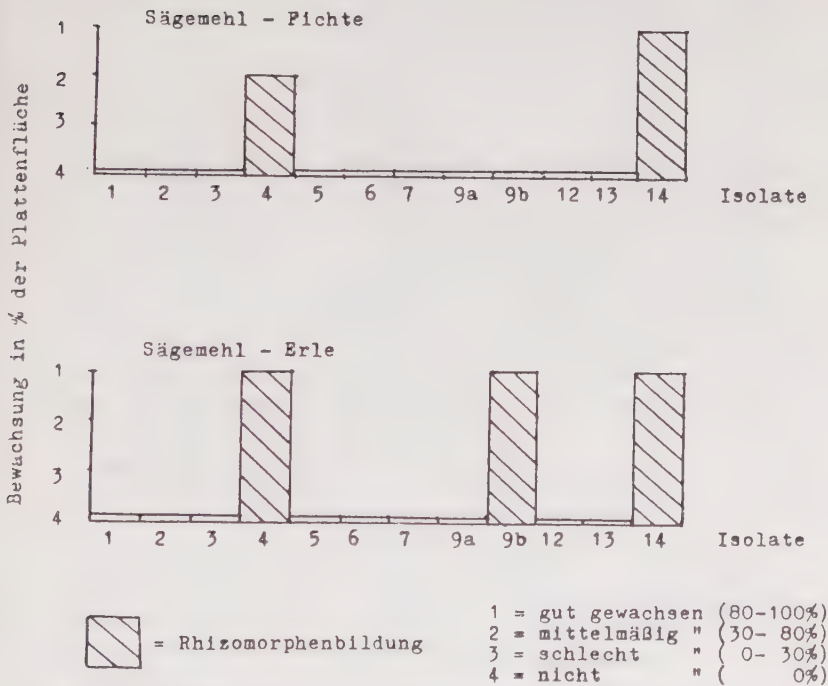


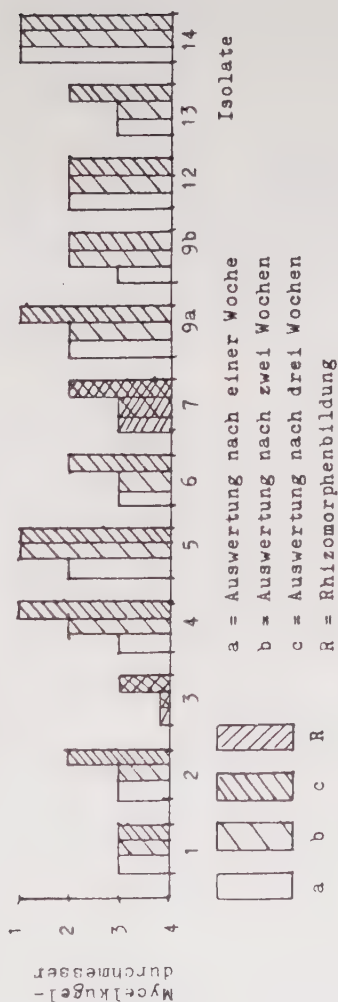
Abb.6: Wachstum von *A.mellea* in Sägemehl, mit Leitungswasser aufgeschwemmt (Auswertung nach 3 Monaten).

Die zuletzt beschriebenen Experimente wurden auch unter unsterilen Bedingungen durchgeführt, mußten aber nach dem dritten Versuch aufgegeben werden, da selbst nach Oberflächensterilisierung, Temperaturdepression (Wachstum bei 3 °C) und unter Minimalmediumbedingungen die Kulturansätze durch *Penicillium* und *Trichoderma* derartig verunreinigt waren, daß eine Messung der Bewachsung nicht mehr im Bereich des Möglichen lag. Außerdem dürften antagonistische Effekte eine Rolle gespielt haben.

2.3.2.1.6. Wachstum in einer Schüttelkultur in 2 %iger Malzlösung

Das Wachstumsverhalten von *A.mellea* in Flüssigkeitsmedien wurde anhand einer Schüttelkultur untersucht. Abbildung 7 (S. 53) und Tab. 9 geben die Resultate wieder. Überraschenderweise bildeten die Stämme 3 und 7, ansonsten sehr schlecht wachsende Stämme ohne Neigung zur Bildung von Rhizomorphen, in dem angebotenen Flüssigkeitsmedium statt der nur erwarteten Mycelkugeln zusätzlich in den freien Flüssigkeitsraum hinauswachsende braune Rhizomorphen. Das ist um so erstaunlicher, da die sonst sehr vitalen Stämme wie 9b und 14 außer großen Mycelhaufen keinen Ansatz zur Rhizomorphenbildung erkennen ließen. Im Unterschied zu den Festmedien zeigten nahezu alle Isolate eine andere Wachstumskinetik dergestalt, daß auch in der zweiten und dritten Woche noch ein beträchtlicher Zuwachs zu verzeichnen war (Ausnahmen Stamm 1, 12, 14). Der Durchmesser der größten Mycelkugeln lag bei 3 - 4 cm bei den Isolaten 4, 5, 9a und 14. Schüttelkulturversuche in sterilem Wasser mit Holzklötzchen und Sägemehl von Erle und Fichte zeigten mit einer Ausnahme bei keinem einzigen Versuchsansatz Wachstum bzw. Besiedelung der dargebotenen Substratform, auch nicht bei Zusatz von 0,2 % Malz. Offensichtlich konnte unter diesen Bedingungen ein festes Substrat nicht besiedelt werden.

Abb. 7: Wachstumsintensität und Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Isolate von *A. mellea* in einem Flüssigkeitsmedium (Malz-lösung 2%) als Schüttelkultur.



Durchmesser der Myzelkugel: 1 = 3 - 4cm
2 = 1 - 3cm
3 = bis 1cm
4 = keinerlei Myzelwachstum

Nur bei Stamm 7 konnte wieder deutliche Rhizomorphenbildung ausgemacht werden, während diese bei Stamm 3 nur ansatzweise gegeben war. Bei der Bildung von Rhizomorphen in diesen Experimenten schien also tatsächlich eine Induktion derselben durch einen noch unbekannten Faktor vorzuliegen. Dieser war vermutlich eher physikalischer als chemischer Natur, da die Induktion von der Art des angebotenen Substrats unabhängig war, wie es die vorausgegangenen Versuche wiederholt gezeigt hatten.

2.3.2.1.7. Wachstum auf auf voll bewachsene Malzagarplatten (2 %) gelegten Fichten- und Erlenholzscheibchen

Das Auflegen von Holzscheibchen aus Fichte und Erle auf Kulturplatten, die von den einzelnen Isolaten vollständig bewachsen worden waren (ME-Medium) erwies die Stämme 12, 14 und 1 als schnelle und flächendeckende Besiedler. Rhizomorphenbildung ließ sich dabei für die Isolate 1, 12, 9b und 14 feststellen. Insgesamt wurde Erlenholz stärker und auch schneller besiedelt als die Scheibchen aus Fichtenholz (Abb. 8, S. 55 und Tab. 10).

2.3.2.1.8. Wachstum auf Streu, Wurzelrinde und Wurzelstückchen von Fichte und Erle unter sterilen und unsterilen Bedingungen

Im Rahmen dieser Bewachungsversuche kam auch die Besiedlung natürlicher Substrate unter unsterilen Bedingungen zur Untersuchung. Dazu geben die Abb. 9 (S. 56) und Tabelle 11 Auskunft. Die Ergebnisse zeigen sowohl für Streu und Wurzelrinde als auch für Wurzelstückchen eine Bevorzugung von Laubholz gegenüber Nadelholz. Dieser Trend wurde am deutlichsten bei der Bewachung von ganzen Wurzelstöcken, die frisch geschnitten den Isolaten zur Verfügung gestellt wurden und

Abb. 8: Bewachung von auf vollbewachsene Malzagarplatten (2%) gelegten Fichten- und Erlenholzscheibchen (Auswertung nach 2 Wochen).

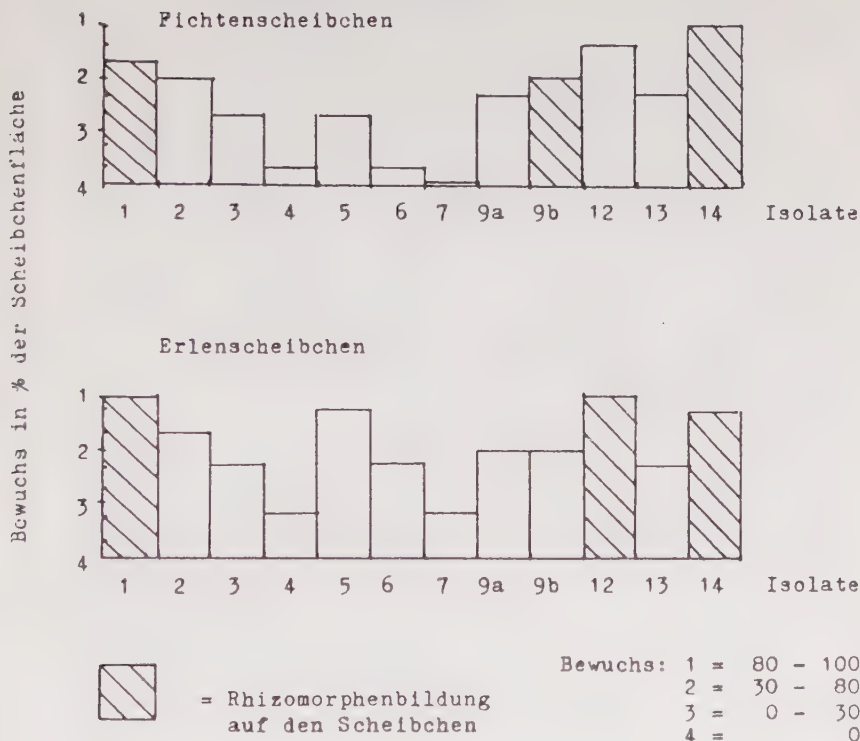
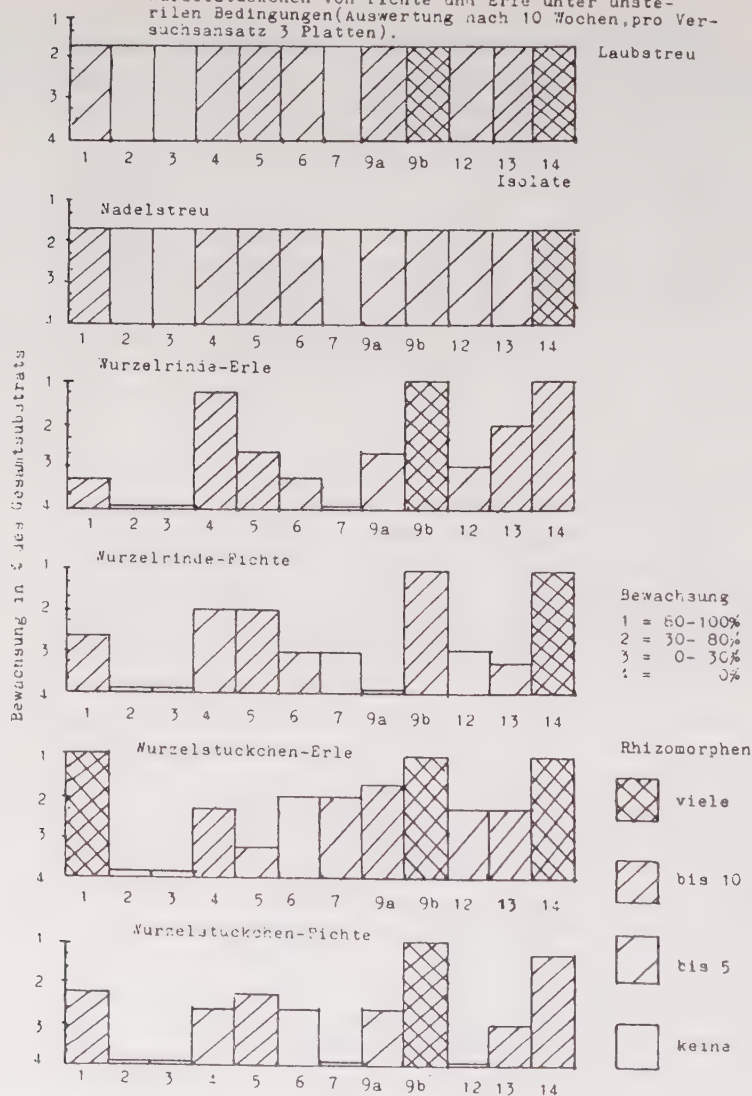


Abb. 9: Wachstum von *A.mellea* auf Streu, Wurzelrinde und Wurzelstuckchen von Fichte und Erle unter unsterilen Bedingungen (Auswertung nach 10 Wochen, pro Versuchsansatz 3 Platten).



auf denen sich eine Besiedelung durch die Stämme 1, 9b und 14 mittels Rhizomorphen schon nach einigen Tagen einstellte. Wurzelstückchen wurden als Substrat am liebsten, Wurzelrinde am wenigsten angenommen, die Ausnutzung der in der Streu vorhandenen Nährstoffe lag in der Mitte. Auch hier rangierten hinsichtlich Bewachungsgrad und Wachstumsgeschwindigkeit die Isolate 9b und 14 an der Spitze, unabhängig von angebotener Substratform und Herkunft. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß in diesen Versuchen unter unsterilen Bedingungen und bei Bereitstellung natürlicher Substrate im allgemeinen eine wesentlich höhere Rhizomorphenausbeute erzielt wurde als auf den vergleichbaren künstlichen Nährböden.

2.3.2.1.9. Rhizomorphenwachstum in verschiedenen Substraten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle

Um das Verhalten der einzelnen Isolate im Boden bezüglich Wachstum und Rhizomorphenbildung kennenzulernen, wurden Rhizomorphenstücke und bewachsene Fichten- und Erlenscheiben in unterschiedlichen Substraten und Substratmischungen eingebracht und nach drei Monaten hinsichtlich ihrer Weiterentwicklung ausgewertet. Als Kontrolle diente das Wachstum in sterilem Wasser ohne jeglichen Zusatz von Nährstoffen. Mit diesem Versuch sollten Hinweise dafür gefunden werden, ob Hallimasch in der Lage ist, via Rhizomorphen, die unter natürlichen Bedingungen den Waldboden mit einem dichten Netzwerk durchziehen, Humusstoffe des Bodens auszuscheiden oder ob er auf die Zufuhr organischer, in den Rhizomorphen herangeleiteter Nährstoffe angewiesen ist. Abb. 10 (S. 58) und Tabelle 12 zeigen die Wachstumsraten für die Rhizomorphen der einzelnen Stämme. Der Versuch wurde zuerst nur mit Rhizomorphenstücken der Länge 2 - 3 cm durchgeführt. Die Auswertung nach 2 Wochen erbrachte für

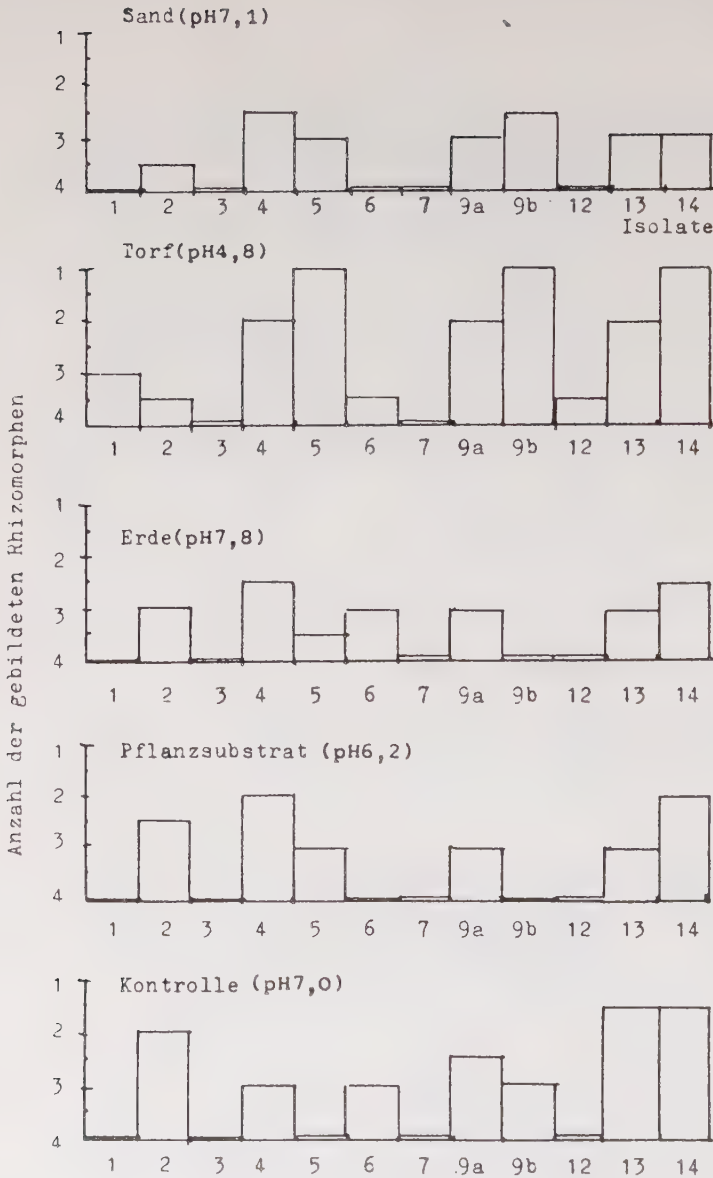


Abb. 10 : Wachstum von Rhizomorphen in verschiedenen Substraten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle unter unsterilen Bedingungen (Auswertung nach 3 Monaten).

Rhizomorphen: 1 = viele
(länger als 2cm) 2 = bis 10
3 = bis 5
4 = keine

keines der verwendeten Substrate nur den geringsten Ansatz von zusätzlichem Rhizomorphenwachstum. In Erde und in dem Pflanzsubstrat waren die vorgegebenen Rhizomorphenstücke bereits von *Penicillium* und *Mucor* befallen oder in einem bakteriellen Fäulnisprozeß begriffen. Auch der Kontrollansatz ließ keine Weiterentwicklung der eingebrachten Rhizomorphen erkennen.

In einer Abwandlung des vorhergegangenen Versuches wurden als Inokula statt der Rhizomorphenstücke bewachsene Holzklötzchen aus Fichte und Erle den einzelnen Substraten zugesetzt. Hier kam es bei einer größeren Zahl von Versuchsansätzen zu einem Wachstum von Rhizomorphen in das umgebende Medium. Im Torf war das Wachstum am stärksten, was durch den pH-Wert zu erklären sein dürfte. Die pH-Optima der einzelnen Isolate liegen - wie noch in einem späteren Versuch gezeigt wird - im Bereich des pH-Wertes des Torfs. Dies aber dürfte nicht der allein auslösende Faktor sein, da einige Isolate auch in den anderen Substraten Rhizomorphen entwickelten, andere wiederum im Torf keinerlei Neigung dazu verspürten. Da zudem die Kontrollansätze in sieben von zwölf Fällen Rhizomorphenbildung zeigten, ist davon auszugehen, daß das Rhizomorphenwachstum in diesen Versuchen zurückzuführen ist auf Nährstoffe, die mit dem Impfstück in den Versuch miteingebracht worden waren. Eine Kontrollauswertung nach 5 Monaten erbrachte kein weiteres Wachstum mehr, Reisolierungen gelangen nicht und ein Teil der Rhizomorphen war bereits in Zersetzung übergegangen. Sowohl in dem Kontrollversuch als auch im Torf, Pflanzsubstrat und in geringerem Umfang auch in der Gartenerde zeigte der Stamm 14 eine intensive Bildung der Rhizomorphen. Das deutet darauf hin, daß dieses Isolat die gebotenen Nährstoffe gegenüber anderen Isolaten am besten und wohl auch ökonomischen verwerten kann. Ähnliches gilt mit Abstrichen auch

für die Stämme 9b und 12. Wieder soll darauf hingewiesen werden, daß diese Stämme von einem Standort mit intensivem pathologischen Geschehen stammen (Abb. 10, S. 58, Tab. 12).

Derselbe Versuch wurde auch unter sterilen Bedingungen durchgeführt, zu welchem Zweck die verschiedenen Substrate vor der Beimpfung einem zweimaligen Autoklavivorgang unterzogen worden waren. Wie Abb. 11 (S. 61) bzw. Tab. 13 zeigen, war der Rhizomorphenzuwachs in sterilen Böden generell höher als in den unsterilen. Diese vermehrte Rhizomorphenbildung fand vorwiegend in der reinen Erde, im Pflanzsubstrat und bei einem kleineren Teil der Isolate auch im Torf statt. Beim Sand spielte die Sterilisation eine viel geringere Rolle. Betroffen von dieser verstärkten Wachstumsneigung waren vor allem die Stämme 1, 6, 9a, 12, 13 und 14. Der Grund für den höheren Anteil an neu gebildeten Rhizomorphen in den sterilen Böden gegenüber unsterilen dürfte im Wegfall antagonistischer Wirkungen durch andere Mikroorganismen zu suchen sein. Insgesamt ergaben sich in den sterilen Substraten nach etwa drei Monaten gegenüber den mit den Impfstücken eingebrachten Rhizomorphemengen Zuwachsraten folgenden Ausmaßes:

<u>Substrat</u>	<u>pH</u>	<u>Zuwachsrate</u>
Sand	7,0	15 %
Torf	4,5	50 %
Pflanzsubstrat	5,9	10 %
Erde	7,5	25 %

Bei den Prozentzahlen der Zuwachsraten handelt es sich um Mittelwerte aller Isolate, wobei zu berücksichtigen ist, daß für einzelne Stämme wie etwa 5, 9a, 9b und 14 wesentlich höhere Werte (100 %) zu verzeichnen waren. Eine weitere Aus-

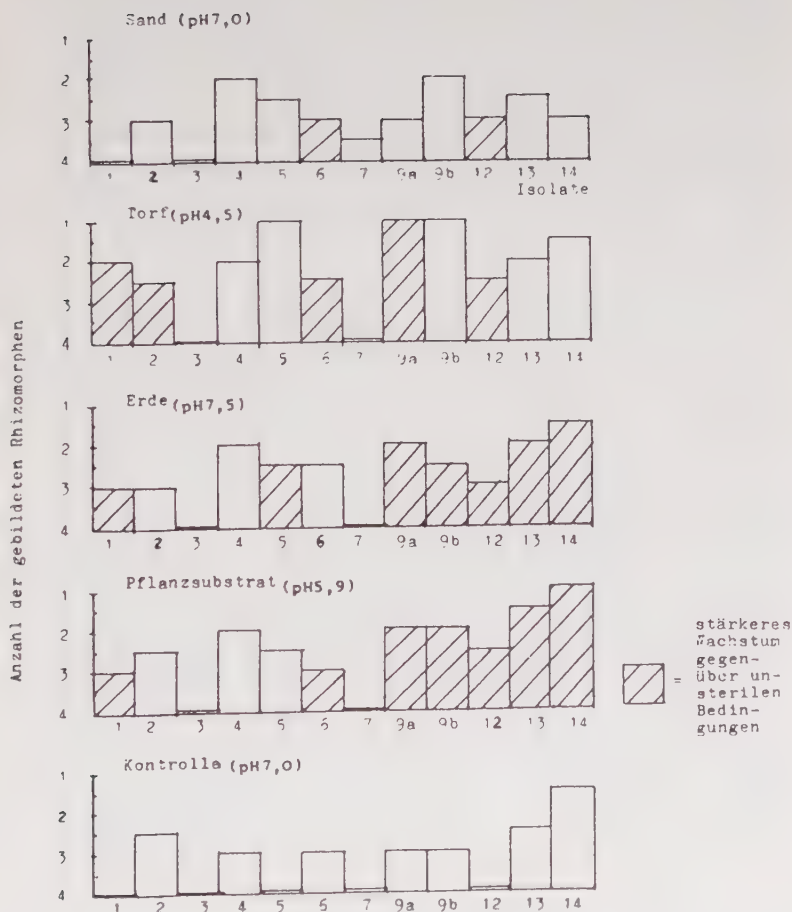


Abb. 14 : Wachstum von Rhizomorphen in verschiedenen Substraten (Sand, Torf, Walderde, Pflanzsubstrat) und reinem Wasser als Kontrolle unter sterilen Bedingungen (Auswertung nach 3 Monaten).

Rhizomorphen: 1 = viele 3 = bis 5
(länger als 2 cm) 2 = bis 10 4 = keine

wertung nach 5 Monaten erbrachte keinen Zuwachs an Rhizomorphen mehr, im Gegensatz zu dem Versuch unter unsterilen Bedingungen aber wiesen die Isolate größtenteils eine längere Lebensdauer auf, was durch geglückte Reisolierungen gezeigt werden konnte. Auch hier zeigte sich die Abhängigkeit des Wachstums von *A.mellea* von der Anwesenheit mit dem Inokulum eingebrachter Nährstoffe, da die Kontrollen ebenfalls Zuwachsraten aufwiesen. Die Abwesenheit mikrobieller Abbauorganismen und Antagonisten führte lediglich zu einer längeren Lebenserwartung des Pathogens auf dem Impfstück.

Die später gegebene Gesamtübersicht (S. 95 und 96) über das Verhalten der untersuchten *A.mellea*-Stämme in den einzelnen Experimenten zur ökophysiologischen Differenzierung läßt erkennen, daß sich einige Stämme auf vielen Substraten durch besondere Vitalität auszeichnen. Es sind dies die Stämme 14, 9a, 9b und in einem gewissen Umfang auch der Stamm 4. In allen Fällen handelt es sich dabei um den von ROMAGNESI (1973) beschriebenen *Armillaria bulbosa*, die Spezies E des europäischen *A.mellea*-Komplexes, der als typischer Schwächeparasit gilt. Andere Stämme dagegen zeigen auf fast allen Nährböden durchwegs geringe Neigung zum Wachstum und zur Rhizomorphenbildung wie die Isolate 3 und 7. Insgesamt gesehen lassen die Ergebnisse der bisherigen Wachstumsversuche bereits eine gewisse Vorauswahl einzelner Stämme zu im Hinblick auf die im Rahmen der Freilandexperimente durchzuführenden künstlichen Inokulationsversuche.

2.3.2.2. Substrat- und Wirtsspezifität

Die relativ große Anzahl der untersuchten Stämme und Nährmedien läßt auch eine Aussage über stammspezifische Unterschiede in der Verwertung und Besiedelung der dargebotenen

Substrate zu. Diese Unterschiede können zutage treten als ausgeprägte Bevorzugung bestimmter künstlicher Nährsubstrate oder als Präferenz für eine bestimmte Erscheinungsform seiner natürlichen Substrate, in diesem Falle Sägemehl, Rindenstücke oder Holzklötzchen. Man spricht dann von einer sogenannten *S u b s t r a t s p e z i f i t ä t*. Zum anderen können diese Unterschiede auch sichtbar werden im Grad der Besiedelung der angebotenen Substrate in Abhängigkeit von der wirtsartsbezogenen Herkunft derselben. In diesem Fall liegt eine *W i r t s s p e z i f i t ä t* vor.

Abgesehen von den Isolat 9b und 14, die nahezu alle dargebotenen Substrate und Substratformen verwerten konnten, gibt es Stämme, die die offerierten Nährstoffe nur in einer bestimmten Aufbereitungsform zu nutzen imstande waren. Als Beispiel seien die Stämme 2 und 6 genannt, die natürliche Substrate wie Holz nur als Sägemehl sehr schnell verwerten konnten, während ganze Holzstückchen nur teilweise und Rindenstückchen, ganze Wurzelsegmente und Streu überhaupt nicht als Nährstoffquelle fungierten. Ein Nährmedium aus schonend sterilisiertem Sägemehl wurde generell stärker bewachsen - egal ob mit oder ohne Zusatz von Malzextrakt - als die übrigen angebotenen Nährstoffquellen. Gründe dafür mögen einerseits in einer wesentlich stärkeren Durchlüftung dieser Nährbodenart, andererseits in dem höheren Absolutgehalt an verwertbaren Nährstoffen liegen. Aus denselben Gründen kommt es auf Sägemehl mit einer höheren Wahrscheinlichkeit zur Bildung von Fruchtkörpern als auf vergleichbaren Malzagarmedien (BADCOCK 1941).

Auf den Sägemehlkulturen, insbesondere der Isolate 2, 6, 9a, 13 und 14 konnte auch die Ausbildung der beiden wichtigen Rhizomorphenmodifikationen beobachtet werden. An der Oberfläche entstanden runde, schnell verbräunende Rhizomorphae

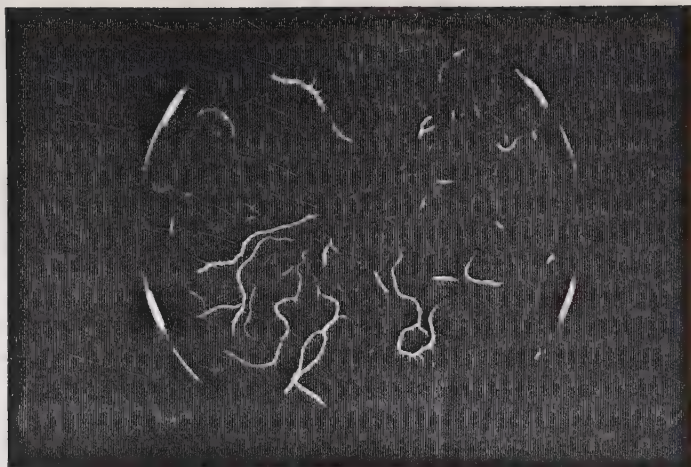


Abb. 11a: Kultur von *Armillaria mellea* auf Sägemehlagar mit Rhizomorphae subcorticales und beginnender Kammerbildung (S. 80).

subterraneae, am Boden und an den Seiten dagegen zwischen Glas und festgestampften Sägemehl die Rhizomorphae subcorticales. Aus der Rhizomorpha subterranea entstand im dicht gepressten, luftarmen Substrat eine Rhizomorpha subcorticalis. Diese Beobachtung deckt sich mit den Ergebnissen von LAMPSON (1954). Die Isolate 1, 3, 7, 12 und 13 zeigten in reinem Sägemehlagar ohne Malzzusatz sogar eine Wachstumssteigerung im Vergleich zu dem 2 %igen Malz-Standardagar. Dies war jedoch nur bei der Wirtsart Erle festzustellen. Andere Substratformen wurden unter diesen Minimalbedingungen (kein Malz) kaum oder nicht bewachsen. In diesem Falle scheint für bestimmte *A.mellea*-Stämme eine Substratspezifität zugunsten des Sägemehlnährbodens vorzuliegen. Vergleicht man bei einigen Isolaten den Bewuchs von Splint- und Kernholzstückchen, so fällt auf, daß das Kernholz das Wachstum gegenüber dem Standardmedium

hemmte, das Splintholz förderte. Dies gilt vor allem für die Bildung von Rhizomorphen, die zum Teil nur im Splintholz erfolgte (Isolate 2 und 3). Allgemein wurden auf Splintholz mehr Rhizomorphen gebildet als auf Kernholz und die Besiedelungsdichte der inneren Bereiche der Holzklotzchen war beim Splintholz höher als beim Kernholz. Ähnliche Verhältnisse wurden von HRIB und RYPÁČEK (1981) berichtet.

Einen interessanten Aspekt boten die Ergebnisse des Wachstumsversuchs in der Schüttelkultur, bei der ein Flüssigkeitsmedium mit 2 % Malz Verwendung fand. Die Stämme 3 und vor allem 7, ansonsten langsam und schlecht wachsende Stämme ohne Ansatz zur Rhizomorphenbildung, entwickelten im Gegensatz zu den anderen sonst vitaleren Isolaten gerade in diesem Medium braune, in den Flüssigkeitsraum hinauswachsende Rhizomorphen. Ihr Verhalten bezüglich der Produktion von Mycelmasse und der Wachstumsgeschwindigkeit dagegen unterschied sich nicht von dem auf festen Nährböden ermittelten. Bei diesen Stämmen scheint die bessere Durchlüftung in der Schüttelkultur und möglicherweise der Schüttelvorgang selbst über eine Reizauslösung und die damit verbundene Änderung bestehender Membranpotentiale die Ursache für ein solch unerwartetes Verhalten gewesen zu sein.

Auch bei der Verwertung von Streu sind erhebliche stammspezifische Unterschiede festzustellen. Die Isolate 14 und 9b können Laubstreu und Nadelstreu sehr gut, die Stämme 5, 9a und 13 mehr oder weniger gut aufschließen und mit Rhizomorphenneubildung reagieren. Das Isolat 1 wiederum bewächst ganze Wurzelsegmente von Erle und Fichte sehr stark, die von einem Großteil der anderen untersuchten Stämme überhaupt nicht angenommen werden. Diese Aufzählung stammsspezifischer Eigenheiten in der Bewachung unterschiedlicher Medien soll

zeigen, daß unter den Vertretern des europäischen *A.mellea*-Komplexes ein Phänomen wie die *S u b s t r a t s p e z i f i t ä t* durchaus existiert.

Untersucht man den Bewachungsgrad der angebotenen Substrate unter Berücksichtigung ihrer Herkunft (Laubholz oder Nadelholz) und setzt dies in Beziehung zur Wirtsart, von der der getestete Stamm abisoliert worden war, so kann in einigen Fällen *W i r t s s p e z i f i t ä t* beobachtet werden. So sind beispielsweise die Isolate 1 und 3 die einzigen, die unter Minimalbedingungen (kein Malzzusatz in den Agar) in der Lage sind, Splint- und Kernholzstückchen der Wirtsart *P.abies* (Fichte) hervorragend als Nährstoffquelle zu benutzen. Bei beiden handelt es sich um Isolate, die von Nadelholz (*Picea abies*) abstammten und im Falle des Stammes 3 um *A.ostoyae*, der in Frankreich als hochpathogen und auf Koniferen spezialisiert beschrieben wurde (GUILLAUMIN 1983). Beide sind dagegen nicht in der Lage, unter denselben Minimalbedingungen entsprechende Holzstückchen von Erle ähnlich gut aufzuschließen. Selbst die sonst sehr vitalen Stämme 9b und 14, beide aus Laubhölzern abisoliert, können unter diesen Umständen Nadelholz in der dargebotenen Form nicht in dem Maße ausnutzen, wie es auf Grund der Ergebnisse der zahlreichen anderen Bewachungsversuche zu erwarten gewesen wäre. Die Stämme 6, 9a, 13 und 14 zeigen ein ähnliches Verhalten in bezug auf Laubholz. Da in der vorliegenden Arbeit nur drei der zwölf getesteten Stämme aus Koniferen herrührten und auch die Anzahl der verwendeten natürlichen Substrate aus zeitlichen Gründen einer Beschränkung unterlag, konnte das Phänomen der Wirtsspezifität nicht tiefgreifender bearbeitet werden.

Inwieweit die Ergebnisse der Bewachungsversuche hinsichtlich einer Wirtsgebundenheit übertragbar sind auf den na-

türlichen Standort oder gar das infektiöse Geschehen, kann allenfalls abgeschätzt werden. Zum einen hatten die natürlichen Substrate trotz schonender Sterilisation in ihrer stofflichen Zusammensetzung sicherlich eine Veränderung erfahren, zum anderen gibt es für *A.mellea* noch kaum Erkenntnisse bzw. nur Hypothesen über den Zusammenhang zwischen Vitalität und Rhizomorphenbildung (saprophytische Phase) einerseits und Pathogenität (parasitische Phase) andererseits. Darauf soll in der abschließenden Betrachtung am Ende dieses Hauptkapitels näher eingegangen werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bis auf die erwähnten Fälle von Wirts- und Substratspezifität insgesamt Laubholzsubstrate besser als Nadelholzsubstrate als Nahrungsquellen angenommen werden und daß Isolate mit Laubholzherkunft in größerem Umfang Fremdsubstrate verwerten als dies im umgekehrten Fall geschieht. Diese Ergebnisse stimmen mit Resultaten, die von anderen Autoren in diesem Zusammenhang erarbeitet worden sind, überein (PEACE 1962; BECKER 1968; RISHBETH 1972; RYKOWSKI 1981).

2.4. Einfluß des pH-Wertes auf das Wachstumsverhalten von *Armillaria mellea*

Um die für die künstlichen Inokulationsversuche im Freiland am besten geeigneten Stämme ermitteln zu können, sind Kenntnisse über die Einflüsse unterschiedlicher Umweltfaktoren wie pH-Wert, Luft- und Substratfeuchtigkeit, Temperatur und Sauerstoffgehalt auf das untersuchte Pathogen unerläßlich. Diese Parameter und unter ihnen vor allem der pH-Wert, bestimmen die Vitalität und damit möglicherweise auch die Pathogenität des Pilzes entscheidend mit (REITSMA 1932;

BAVENDAMM 1936; SISI 1939; LAMPSON 1954; RYPÁČEK 1966; BECKER 1968; COURTOIS 1973). Aus diesem Grund wurden die zwölf Isolate von *A.mellea* in Standardnährböden unterschiedlicher Acidität getestet, um ihre Wachstumskinetik in Abhängigkeit von steigenden pH-Werten und damit ihre pH-Optima in Erfahrung zu bringen.

2.4.1. Material und Methoden

Um die Aciditätsstufen der Nährböden einzustellen, wurden einem 2 %igen Malzextraktagar (ME) in einer Kombination der Methode von RYPÁČEK, CZAPEK und RICHARD (1966) und WOLPERT (1924) Salze von Hauptnähr- (K, Mg) und Spurennährelementen (Fe) sowie ein Gemisch von Kaliumphosphaten zugesetzt. Die beigemischten Phosphate erfüllten die Funktion eines Puffers, der benötigt wurde, um die einmal fixierten pH-Werte über die ganze Versuchsdauer konstant zu halten. Der Hallimasch besitzt - wie andere Pilze - die Fähigkeit zur pH-Regulation, das heißt, er reguliert die zu Versuchsbeginn vorgegebenen pH-Werte der Nährmedien auf einen neuen Wert (pH_T) in relativ kurzer Zeit. Dieser neue pH-Wert entspricht mehr oder weniger seinem pH-Optimum. Allerdings können die meisten Pilze den pH-Wert nur innerhalb gewisser Regulationsgrenzen verändern, die bei *A.mellea* zwischen pH 2,5 und pH 7,7 liegen (RYPÁČEK 1940; SMALL 1929). Die Regulation des pH-Wertes erfolgt bei *A.mellea* vermutlich durch Produktion und Ausscheidung von Ameisen-, Essig- und Zitronensäure, weniger durch Oxalsäure, da diese entweder durch ein spezifisches Enzym, die Oxalsäure-Decarboxylase, zerlegt wird oder als unlösliches Calciumoxalat gebunden wird und auskristallisiert (BIRKINSHAW und FINDLAY 1940; SCHIMAZONO 1955; TSAO 1963). Der genaue Mechanismus ist bis heute nicht geklärt.

Die verwendeten Substrate hatten die folgende Zusammensetzung:

Demineralisiertes Wasser	1000 ml
Malzextrakt (MALTZIN)	20,00 g
MgSO ₄	0,50 g
FeSO ₄	Spuren
KNO ₃	4,00 g
KALIUMPHOSPHAT	10,00 g

Als Kaliumphosphate wurden verwendet KH_2PO_4 , K_2HPO_4 und K_3PO_4 . Die Phosphate konnten so gemischt werden, daß eine fortlaufende pH-Skala erhalten wurde (WOLPERT 1924), die die Herstellung von Nährböden mit einem pH-Wert von 2,5 bis 8,0 erlaubte. Aciditäten darüber oder darunter wurden durch einen weiteren Zusatz von 0,1-N NaOH oder 0,1-N HCl eingestellt. Da ein Vorversuch keine Änderung des eingestellten pH-Wertes durch den Autoklavierungsvorgang ergab, wurden sodann die einzelnen Nährlösungen mittels pH-Meter und durch Zusatz unterschiedlicher Mengen der erwähnten Phosphate auf die beabsichtigte Acidität einreguliert und nach Beigabe von 10 g Agar-Agar/1000 ml Nährlösung sterilisiert und zu jeweils 25 ml in 20 mm hohe Petrischalen aus Glas mit einem Durchmesser von 9 cm ausgegossen. Auf diese Kulturschalen wurden soweit möglich gleichartige aus Agar und Mycel bestehende Impfstückchen (2 mm^3) aufgelegt. Die beimpften Kulturschalen wurden bei 22 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit vier Wochen lang inkubiert unter Konstanthaltung aller übrigen Parameter.

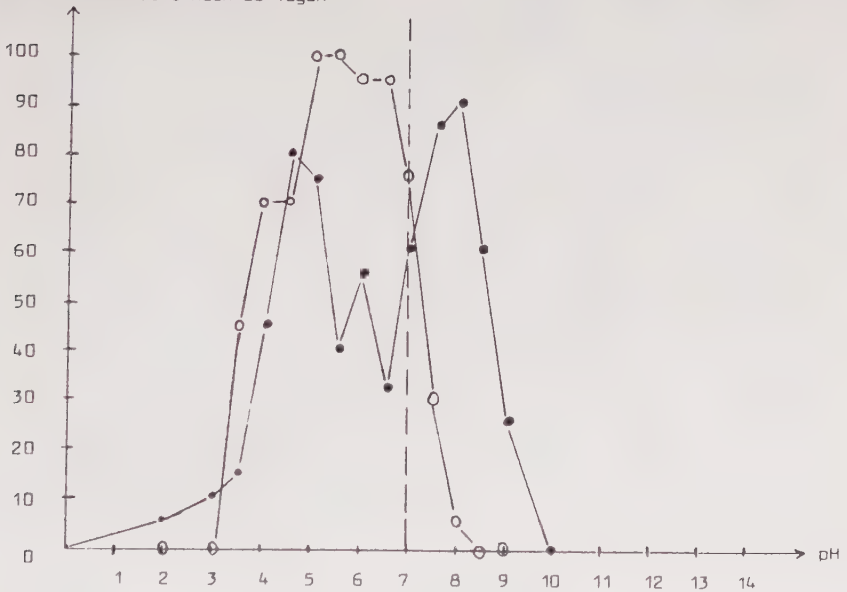
2.4.2. Ergebnisse

In diesen Kulturversuchen konnte sowohl die Grenze der von den einzelnen Stämmen gerade noch ertragenen Acidität bzw. Basicität als auch ihr optimaler pH-Wert bestimmt werden unter Ausschaltung ihres pH-Regulationsvermögens. Tab. 14

zeigt die Ergebnisse. Die pH-Optima der einzelnen Isolate sind unterstrichen. Die Prozentzahlen des Bewuchses sind die Mittelwerte aus 3 Versuchsreihen. Bei allen Isolaten zeigt sich eine starke Acidität-Abhängigkeit der Wachstumsintensität und der Ausbildung von Rhizomorphen in Form einer Optimumkurve. Jenseits von pH 2 im sauren Bereich und pH 10 im basischen Bereich ist kaum noch Wachstum festzustellen. Im Intervall pH 4,0 bis pH 7 liegen für fast alle der untersuchten Stämme die Optima. Die einzelnen Isolate weichen aber im Ausmaß ihres optimalen Wachstums erheblich voneinander ab. Einzige Ausnahme ist das Isolat Nr. 4 (Eiche, Forstamt München, A.bulbosa), das ein Optimum im basischen Bereich aufweist (pH 8). Dieser Stamm bildet zusammen mit dem Stamm 14 noch in einem weiteren Punkt eine Ausnahme; beide haben eine Optimumkurve mit zwei Gipfeln. Diese Eigenart charakterisiert die beiden Isolate als pH-tolerante und relativ vitale Breitbandstämme, die bei den späteren Herbizidversuchen als Kontroll- und Teststämme noch eine wichtige Rolle spielen sollten. Der Stamm 2 zeigt in seiner Kinetik ebenfalls zwei Gipfel, die aber so nahe beieinander liegen, daß es sich vermutlich nur um einen Peak handelt, der durch einen methodischen Fehler aufgespalten wurde. Die Abb. 12 (S. 71) und 13 (S. 72) verdeutlichen diese Aussagen. Alle übrigen Isolate besitzen pH-abhängige Wachstums- kinetiken mit nur einem Peak im sauren Bereich.

Abb. 12: Die Abhängigkeit der Bewachungsintensität einer
Malzagarplatte vom pH-Wert (Isolate 4 und 5)

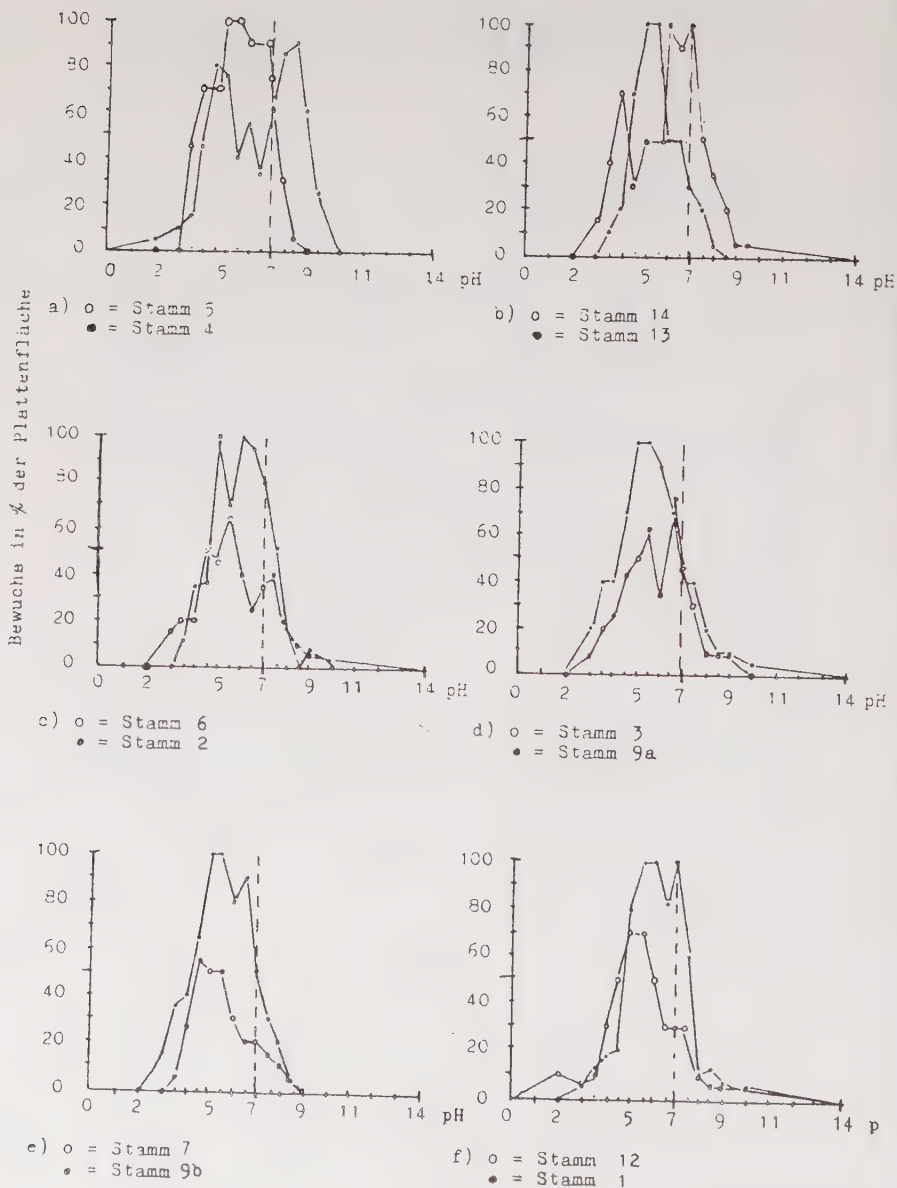
Bewachungsintensität in %
der Plattenfläche nach 28 Tagen



● = Stamm 4 (Breitbandstamm)

○ = Stamm 5 (normaler Stamm)

Abb.13 : Einfluß des pH-Wertes auf das Wachstum von *A. mellea*
(Auswertung nach 4 Wochen)



Die zwölf getesteten Stämme weisen im einzelnen folgende pH-Optima auf:

Isolat	Zahl der Gipfel	pH-Optimum	Maximale Wachstumsrate beim optimalen pH-Wert (in % der Plattenfläche)
1	1	5,5 - 6,0	100
2	1	5,0 - 6,0	100
3	1	6,5	75
<u>4</u>	<u>2</u>	<u>4,5 / 8,0</u>	<u>80 / 90</u>
5	1	5,0 - 5,5	100
6	1	5,5	65
7	1	4,5	55
9a	1	5,0 - 5,5	100
9b	1	5,0 - 5,5	100
12	1	5,0 - 5,5	70
13	1	5,0 - 5,5	100
<u>14</u>	<u>2</u>	<u>4,0 / 6,0-7,0</u>	<u>70 / 100</u>

Tab. 15: pH-Optima und maximale Wachstumsrate der untersuchten *Armillaria mellea*-Stämme

Die Breitbandstämme und ihre Optima wurden unterstrichen. Von den zwölf untersuchten Isolaten haben allein acht ihr pH-Optimum bei pH 5,5. Interessant ist hier auch wieder das Verhalten des Stammes 7. Dieser wächst nahezu auf jedem Substrat sehr langsam und in geringem Umfang, hat sein maximales Wachstum aber bei pH 4,5, einem Wert, bei dem wesentlich vitalere Isolate prozentual zu ihrer größten Wachstumsleistung nur geringes Wachstum zeigen.

Auch hinsichtlich der Bildung von Rhizomorphen, deren morphologischer Differenzierung (Länge, Dicke, Färbung) und deren Verzweigungstendenzen kann ein bei fast allen Stämmen gleichgerichteter Trend beobachtet werden. Die morphologische Differenzierung in Abhängigkeit vom pH-Wert des Substrats stellt sich bei allen Isolaten in folgender Weise dar:

größer als pH 10: keinerlei Wachstum

pH 10: äußerst geringes Wachstum, feines wattiges und weißes Mycel in einem eng begrenzten Bezirk um das Inokulumstück (nur bei 1, 9a, 12 und 14)

pH 9: schwaches Wachstum, nur Mycelwachstum, Breitstamm 4 zeigt als einziger schon verstärkten Wuchs

pH 8: weißes, sklerotisierendes Luftmycel ähnlich dem haploider Stämme, im Bereich des Impfstücks braune Verfärbung des Agars, bei Stamm 4 deutliche, bei den Stämmen 9a und 14 beginnende Rhizomorphenbildung

pH 7: bei den meisten Isolaten dicke, kurze, dunkelbraune Rhizomorphen mit geringer Verzweigungstendenz und spärlichem Längenwachstum, Ausnahme Stamm 14 und 2 mit zahlreichen, gut wachsenden Rhizomorphen

pH 6: wenige, dicke Rhizomorphen, dunkelbraun, mit kräftigem Wachstum, Stamm 14 mit zahlreichen, stark verästelten Rhizomorphen und sehr starker Wuchsleistung, zahlreiche aktive Rhizomorphenspitzen

pH 5: viele kleine, dünne, weißliche bis rötliche Rhizomorphen mit schwachem Wachstum, dazwischen große, kräftige, aber unverzweigte Rhizomorphen, beide Modifikationen (subcorticalis und subterranea) nebeneinander

pH 4: nur Stamm 5, 9a und 14 mit Rhizomorphenbildung, bei 14 gut entwickelte Rhizomorphen, dunkelbraun, alle anderen Isolate mit Mycelwachstum

pH 3: Mycelwachstum wie bei pH 8 - pH 9, kein Stamm bildet mehr Rhizomorphen

pH 2: Isolat 4 und 10 mit feinstem Mycelflaum um das Inokulumstück, alle anderen ohne Wachstum

kleiner als pH 2: in keinem einzigen Fall mehr Mycelwachstum

Die in diesem pH-Wachstumsversuch erzielten Ergebnisse decken sich mit den in der Literatur berichteten Ergebnissen (REITSMA 1932; ZYCHA 1937; LISI 1939; BLISS 1941; RYKOWSKI 1978; DIMITRI 1978).

2.5. Einfluß der Luft- und Bodenfeuchtigkeit auf das Wuchsverhalten von A.mellea

Zahlreiche Hinweise aus der Literatur (REITSMA 1932; REDFERN 1970; RISHBETH 1970; KABLE 1974; LOPEZ-REAL 1975; MORRISON 1976; MUNNECKE et al. 1976; MAŇKA 1978; RYKOWSKI 1977, 1981; SINGH 1981) und eigene Beobachtungen in Vorversuchen wiesen auf die besondere Bedeutung der Luft- und Bodenfeuchtigkeit für die quantitative und qualitative Entwicklung von A.mellea hin. Aus diesem Grund wurden Kulturversuche durchgeführt, in denen die Entwicklung des Pilzes teils in natürlichem Substrat in Exsikkatoren sowie großen und kleinen Petrischalen, teils in Petrischalen nach einer abgewandelten Methode von WALTER und KREEB (1970) geprüft wurde.

2.5.1. Material und Methoden

Um den Einfluß der Boden- und Substratfeuchtigkeit (Holz) auf das Wuchsverhalten von *Armillaria mellea* bestimmen zu können, bedurfte es der Einstellung annähernd konstanter Feuchtigkeitsstufen. Hierfür wurden in verschlossenen Gläsern (Exsikkatoren) verschiedene Luftfeuchtigkeiten hergestellt, bei denen sich die gewünschten Substrat- bzw. Holzfeuchtigkeiten einstellen konnten oder bereits eingestellte konstant gehalten wurden. Die für die Holz- bzw. Substratfeuchtigkeitswerte erforderlichen Luftfeuchtigkeiten konnten aus der Tafel des hygroskopischen Gleichgewichts für Nadelholz (KEYLWERTH 1949) und aus den Arbeiten von ILJICH (1929, BAVENDAMM und REICHELT (1938), SCHULZE und THEDEN (1938) und THEDEN (1941) entnommen werden. Für die Einstellung der jeweiligen Luftfeuchtigkeit erwiesen sich gesättigte wäßrige Salzlösungen (OBERMILLER 1924; SCHNEIDER 1960) als praktisch, da sie im Gegensatz zu den häufig verwendeten wäßrigen Schwefelsäurelösungen versuchs-technisch einfacher zu handhaben waren und große Toleranz gegenüber einer Feuchtigkeitsaufnahme bzw. -abgabe durch die Holz- oder Bodenprobe aufwiesen.

Für die Untersuchungen über den Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf das Wuchsverhalten des Hallimasch wurden bewachsene Erlenholzscheibchen (Isolate 1 bis 14) in ein Substrat eingebettet, das auch im Freilandversuch zur Anwendung gelangte (Sand : Torf : Erde = 1 : 1 : 1). Dieses Substrat wurde im Trockenschrank gedarrt und nach einer Trockengewichtsbestimmung in genau abgewogenen Mengen in mittelgroße Petrischalen abgefüllt. Durch Anfeuchtung mit entsprechenden Mengen von Wasser wurden die benötigten Bodenfeuchtigkeiten bzw. Holzfeuchtigkeiten in % Trockengewicht des Substrats erzielt. Pro Stamm und Feuchtigkeits-

stufe wurden zwei Petrischalen angesetzt. Je zwei Schalen von jedem der zwölf Isolate wurden in einem großen Exsikkator aufbewahrt. Pro erwünschter Bodenfeuchtigkeitsstufe wurde ein Exsikkator benutzt. Die zur Aufrechterhaltung der eingestellten Bodenfeuchtigkeiten nötigen Luftfeuchtigkeiten wurden in den Exsikkatoren durch die Anwesenheit geeigneter Salzlösungen erzeugt. Im einzelnen wurden folgende gesättigte Salzlösungen verwendet:

Salzlösung	Bodenfeuchtigkeit in % TG
H ₂ O	100 gesättigt
NaCl	75
K ₂ CO ₃ . 2 H ₂ O	50
CH ₃ COOK	35

Diese Werte besitzen Gültigkeit für einen Temperaturbereich von 15 - 18 °C. Etwa bei dieser Temperatur wurden die Exsikkatoren im Keller aufbewahrt. Die Auswertung erfolgte nach 8 Wochen durch Zählung der neugebildeten, in das Substrat hinausgewachsenen Rhizomorphen.

Zur Ermittlung des Einflusses der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum des Hallimasch wurde ein System aus zwei ineinandergestellten Petrischalen benutzt. Die größere Schale enthielt eine definierte Menge eines hygroskopischen Salzes in gesättigter wäßriger Lösung zum Zwecke der Einregulierung bestimmter Luftfeuchtigkeitswerte wie folgt:

Salzlösung	rel. Luftfeuchtigkeit in %
H ₂ O	100
NaCl	75
NaBr	50
CaCl ₂	35

Die Inokula befanden sich in der etwas kleineren Schale dieses geschlossenen Zweischalensystems. Als Nährboden kam ein 2 %iger Malzextraktagar zur Anwendung. Die Inkubation erfolgte bei 22 °C in Brutschränken unter Standardbedingungen. Die Auswertung erfolgte nach vier Wochen unter Ermittlung des Bewuchses in % der gesamten Plattenfläche und der Anzahl der neugebildeten Rhizomorphen.

2.5.2. Ergebnisse

Über die Abhängigkeit der Rhizomorphenbildung von der Feuchtigkeit in natürlichen Substraten geben Tab. 16 und Abb. 14 (S. 79) Auskunft. Bei Bodenfeuchtigkeiten unter 35 % zeigten die Isolate 9a, 9b und 14 spärlichen Rhizomorphenzuwachs, alle übrigen keinerlei Wachstum. Das Isolat 14 wuchs bei einem Wert von 50 % bereits sehr gut und bildete viele neue, verzweigte Rhizomorphen, während sich die Stämme 2, 4 und 5 das Inokulum mit dichten weißen Mycelhäubchen überzogen. Mit Anstieg der Feuchtigkeit des Milieus zogen auch die anderen Isolate in ihrem Wachstum nach und reagierten mit intensiver Rhizomorphenbildung. Nur Stamm 7 zeigte bei keiner Feuchtigkeitsstufe Neigung zum Wachstum. Es lassen sich in diesem Versuch Stämme unterscheiden, die zur Induktion ihres Wachstums eine minimale Feuchtigkeit verlangen, sobald diese aber gegeben ist, unabhängig von einer weiteren Steigerung derselben ein gutes Wachstum besaßen (Insolat 14 und 9a). Andere wiederum steigern ihre Rhizomorphenbildung in Abhängigkeit von der zunehmenden Anfeuchtung und ändern dabei gleichzeitig das morphologische Erscheinungsbild ihrer Rhizomorphen von rötlichen, kurzen, dicken und unverzweigten hin zu dunkelbraunen, langen, stark verästelten und schnell wachsenden.

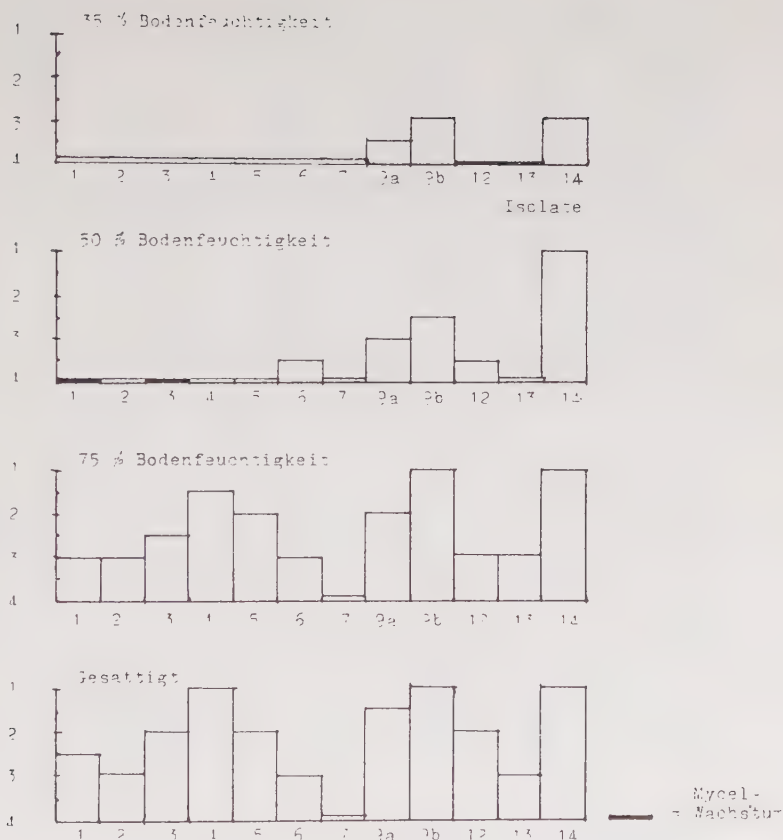


Abb.14: Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf das Wachstumsverhalten von *A. niger* unter sterilen Bedingungen (Auswertung nach 9 Wochen, Polenzsubstrat 1 : 1 : 1). (Legende siehe Tab. 12)

Den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Mycelwachstum und die Rhizomorphenbildung in einem geschlossenen System kann man aus Tab. 17 und der Abb. 15 (S. 81) ersehen. Bei Feuchtigkeiten um 35 % zeigten wiederum nur die Isolate 9a und 14 bereits ein gutes Wachstum, 5 und 3 ein nennenswertes. Mit steigender Anfeuchtung des Milieus nahm bei allen Stämmen die Bewachsung des Nährsubstrats und die Bildung von Rhizomorphen, besonders der Modifikation *Rhizomorpha subterranea*, zu. Ausnahmen machten lediglich die Stämme 3, 7 und 12, die keine Rhizomorphen formten. Besonders auffällig war die Entstehung sogenannter Kammern, die auf Sägemehlagar und auf den Holzklötzchen um so häufiger entstanden, je trockener das Substrat war. Dabei handelte es sich um nach allen Seiten von rhizomorphenähnlichen Wandbildungen abgeschlossene Substraträume, in denen ein höherer Wassergehalt (bis zu 4-fach) gemessen wurde. Es wird vermutet, daß *A.mellea* mit Hilfe der Kammerbildung die zur Rhizomorphenbildung erforderliche Wasseraufnahme auch bei Trockenheit sicherstellen kann. Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet wurden nicht angestellt, da sie den Rahmen der Arbeit gesprengt hätten. In diesem Zusammenhang sind auch Beobachtungen von Interesse, denen zufolge *A.mellea* in der Lage ist, gezielt von trockenem Holz auf feuchtes Substrat überzuwachsen. Diese Beobachtungen ergaben sich zufällig als Nebenprodukt eines Versuches und sollten auch nur am Rande erwähnt werden.

2.6. Einfluß der Temperatur auf das Wachstum von *Armillaria mellea*

Aus der Literatur gibt es zahlreiche Erkenntnisse, die darauf hinweisen, daß die Bodentemperatur einen entscheidenden Einfluß auf die Entwicklung von *A.mellea* ausübt (REITSMA

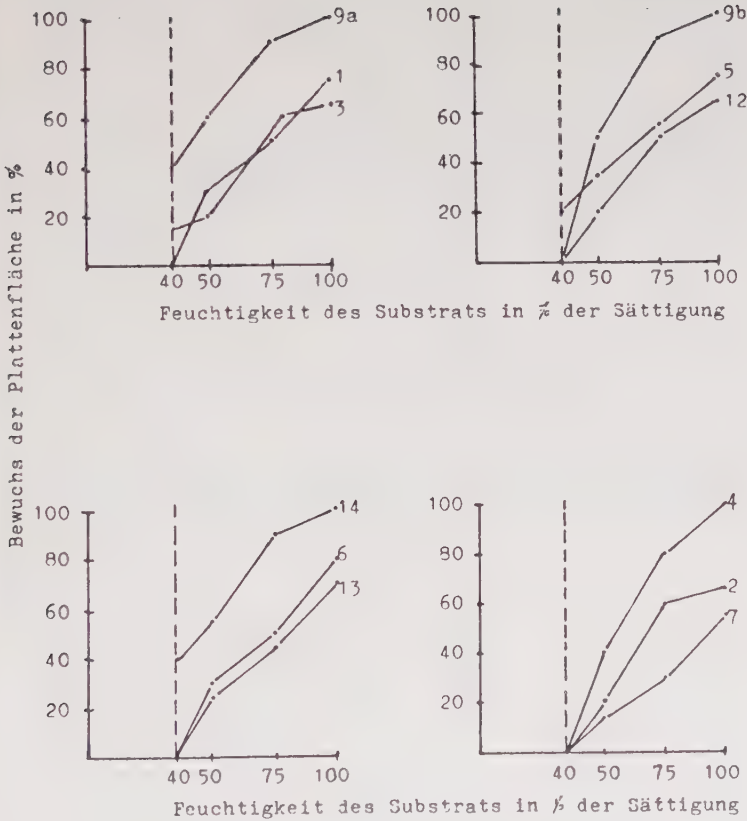


Abb.15 : Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wuchsverhalten von *Armillaria mellea* (Auswertung nach vier Wochen, als Substrat Standardmalzagar).

1932; BLISS 1941, 1946; RISHBETH 1970, 1978; REDFERN 1973; MUNNECKE 1976, 1981; MAŇKA 1978). Aus diesem Grund wurden die zwölf Isolate hinsichtlich ihres Wachstumsverhaltens bei steigenden Temperaturen getestet.

2.6.1. Material und Methoden

Als Nährsubstrat kam ein ME-Standardagar zur Anwendung. Die Temperaturen wurden in Kühl- bzw. Brutschränken erreicht, Zwischentemperaturen konnten in passenden Räumen des Instituts gemessen werden:

3 °C	Kühlschrank
15 °C	Keller
20 °C	Labor
22, 24, 28, 32 °C	Brutschränke

Die übrigen Parameter wurden konstant gehalten; die Auswertung erfolgte nach drei Wochen durch Bestimmung der Koloniengröße in % der Kulturplattenfläche.

2.6.2. Ergebnisse

Die Resultate (Tab. 18, Abb. 16, S. 83) zeigen für alle Stämme Wachstumsoptima zwischen 22 und 24 °C, wobei die maximalen Wachstumsraten bei der optimalen Temperatur von Stamm zu Stamm erhebliche Schwankungen aufweisen. An den Grenzen des untersuchten Temperaturspektrums allerdings sind stammspezifische Unterschiede festzustellen, da einige Isolate wesentlich niedrigere bzw. höhere Temperaturen vertrugen als andere. Die Stämme 4, 9a, 9b und 14 zeigen Wachstum sowohl bei 3 °C als auch bei 32 °C, während es bei allen anderen hier zu einem Stillstand desselben kommt. Es konnte auch gezeigt werden, daß die Isolate 5, 9a, 9b und 14 Tem-

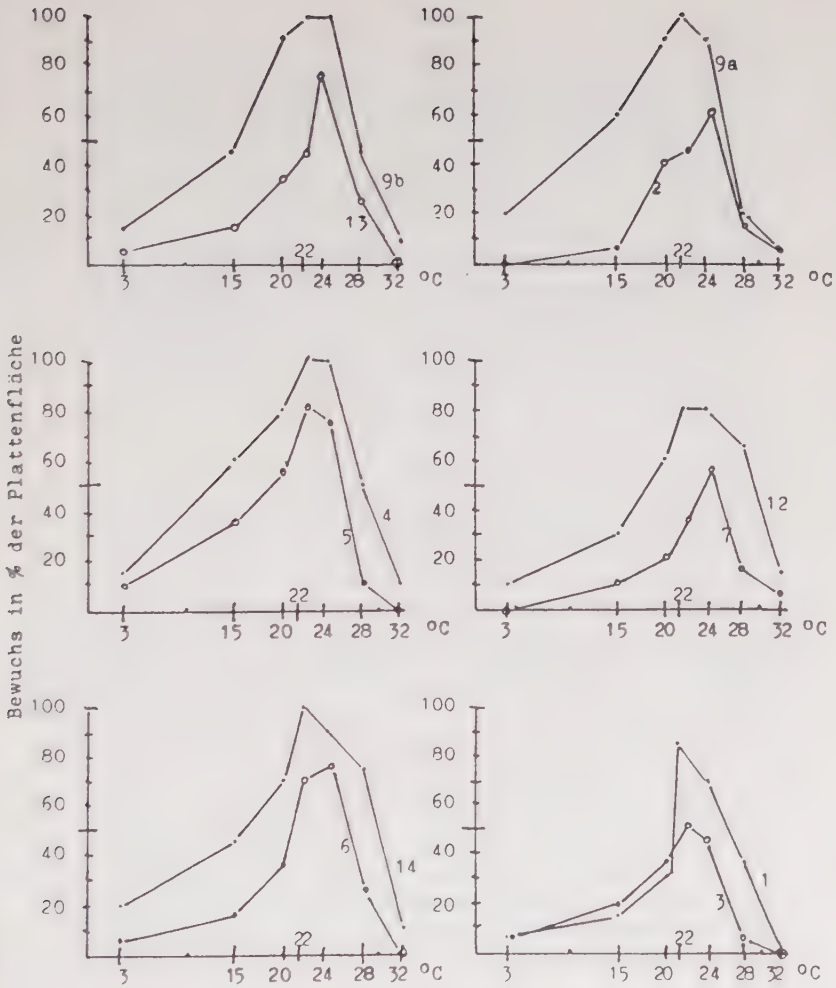


Abb. 16 : Einfluß der Temperatur auf das Wuchsverhalten von *Armillaria mellea* (Auswertung nach 3 Wochen).

peraturen von 0 °C und 45 °C überlebten und unter geeigneten Bedingungen (Standard) wieder revitalisierbar sind. Aus diesen Beobachtungen wurde eine Methode zur Reinkultivierung von *A.mellea* entwickelt, die für spätere, mit den Freilandexperimenten in Zusammenhang stehende Reisolierungen Anwendung finden sollte. Unsterile Inokula werden auf ein Standardsubstrat (ME) gebracht und bei etwa 6 - 8 °C inkubiert. Es kommt zu einem äußerst langsamen Wachstum des Hallimasch, wobei Verunreinigungen durch andere Pilze bzw. Bakterien durch diese niedrigen Temperaturen verhindert werden, und eine zweite Überimpfung bereits zu Reinkulturen führen kann.

2.7. Einfluß des Sauerstoffgehalts auf das Wachstum von *Armillaria mellea*

Zu dieser Fragestellung wurden nur wenige Versuche durchgeführt, da in der Literatur gesicherte Daten vorliegen (BAVENDAMM 1928; LAMPSON 1954; RYPÁČEK 1966 und RISHBETH 1978).

2.7.1. Material und Methoden

Rhizomorphenstücke und kleine Inokulumwürfel aus Rhizomorphen und Mycel der Isolate 9a und 14 wurden in Reagenzgläser mit einem fast erkalteten, gerade noch flüssigen 0,5 % igen Malzextraktagar übergossen. Als Sauerstoffindikator wurde dem Agar Methylenblau zugesetzt. Zur Kontrolle wurden zwei Vergleichsversuche ohne Inokula angesetzt.

In großen, 3 cm hohen Petrischalen wurden vom Insolat 14 bewachsene Holzklötzchen, die am Boden festgeklebt waren, mit einem Standardagar kurz vor dem Erstarren desselben übergossen.

In einem weiteren Versuch wurden Inokula in 50 ml Erlenmeyerkolben mit einem erkaltenden Standardagar übergossen und nach dem Erkalten wurde die Oberfläche des Nährmediums mit einer luftdichten Paraffinschicht abgedeckt. Bei einem Teil der Kolben ragten die Rhizomorphen aus der Paraffinschicht heraus, bei dem anderen Teil nicht.

In einer Abwandlung des letzteren Versuchs wurden fünf Erlenmeyerkolben nach Einbettung der Inokula und Erkalten des dazu benutzten Nährmediums mit reinem Stickstoff gefüllt und mit Gummistopfen verschlossen.

2.7.2. Ergebnisse

In den beimpften Reagenzgläsern begann die Entfärbung bereits wenige Stunden nach Versuchsansatz in der unmittelbaren Umgebung der Rhizomorphen und Inokula und zwar in allen Tiefen, in denen Rhizomorphen vorhanden waren. Die Entfärbung nahm im Laufe von zwei Wochen zur Gefäßwand hin zu und nach drei Wochen war das gesamte Nährmedium nur noch hellblau bis grünlich. Nach vier Wochen war kaum noch Färbung zu erkennen. Es war klar zu erkennen, daß die Rhizomorphen zunächst den Sauerstoff aus der Lösung in unmittelbarer Nähe, ihn dann aber auch aus dem ganzen Kulturgefäß an sich ziehen. Vollkommen untergetauchte Rhizomorphen zeigten während der Versuchsdauer keinen Zuwachs bzw. keine Verzweigung. Rhizomorphen, die über die Mediumoberfläche hinausragten, ließen im gesamten Reagenzglas neues Wachstum erkennen. Dieselben Beobachtungen konnten auch in den Petrischalen gemacht werden. Dort war ein gerichtetes Wachstum gänzlich submerser Rhizomorphen festzustellen, die senkrecht nach oben wuchsen und sofort Kontakt zum Luftsauerstoff suchten. Erst dann wurde die Kulturplattenfläche großflächig besiedelt und mit Rhizomorphen ausgefüllt.

In den mit einer Paraffinschicht luftdicht abgeschlossenen Erlenmeyerkolben konnte in den Fällen, bei denen keine Rhizomorphe in den Luftraum darüber hinausragte, nur kurzzeitiges, spärliches Wachstum festgestellt werden. In den anderen Gefäßen, selbst bei nur einer dünnen, herausragenden Rhizomorphe, war ein erhebliches Wachstum festzustellen. Selbst noch am Boden des Kölbchens wurden viele verzweigte Rhizomorphen gebildet, die relativ schnell melanisierten. In den Gefäßen ohne Sauerstoffkontakt konnten in keinem einzigen Fall braune Rhizomorphen gefunden werden. Diese Versuche lassen drei Schlußfolgerungen zu:

- *Armillaria mellea* benötigt zum Leben Sauerstoff
- Rhizomorphen sind in der Lage, Sauerstoff in gewissem Umfang zu transportieren
- Die Bildung der braunen Rhizomorphenrinde ist vom Vorhandensein von Luft-Sauerstoff abhängig

Die Ergebnisse des Petrischalen-Versuchs lassen zudem die Vermutung aufkommen, daß Rhizomorphen zu einem gerichteten Wachstum längs eines Sauerstoffgradienten in der Lage sind. In den Versuchsansätzen mit reiner Stickstoffatmosphäre konnte in keinem einzigen Fall Wachstum und Rhizomorphenneubildung festgestellt werden. Auch dieses Ergebnis bekräftigt die vorher ausgesprochenen Schlußfolgerungen.

2.8. Wachstum der Rhizomorphenneubildung in angereicherten Substraten

Ziel dieser Versuche war es, das Wachstum in verschiedenen Extrakten der natürlichen Substrate Holz und Pflanzmaterial zu untersuchen. Für eine Reihe von Pilzen ist bekannt, daß sie durch organische Verbindungen und durch Extrakte von

Holz und Boden gefördert oder gehemmt werden (RICE 1969; DE GROOT 1972; SCHUCK et al. 1975, 1979; HUBBES et al. 1979, 1980, 1983). Dieser Sachverhalt sollte auch für *A.mellea* überprüft werden.

2.8.1. Zusatz einfacher Alkohole

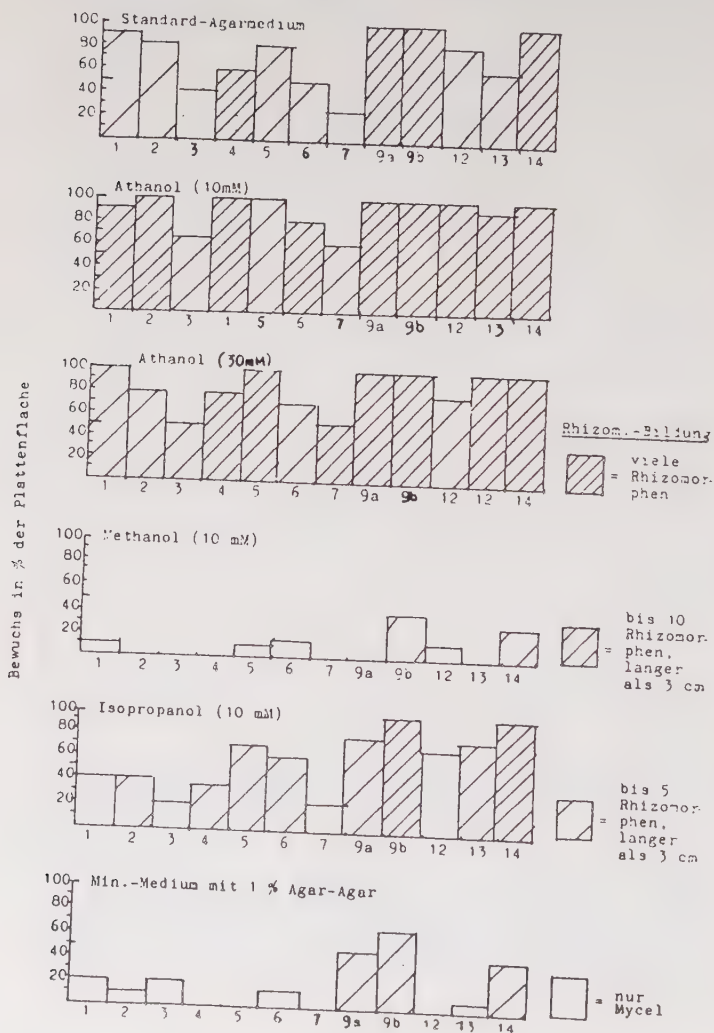
Einem 2 %igem Standardmedium wurden folgende Alkohole zugesetzt:

- Äthanol 10 mM
- Äthanol 30 mM
- Methanol 10 mM
- Isopropanol 10 mM

Als Kontrolle dienten Schalen mit dem Standardagar und einem Minimalagar mit 0,2 % Malzextrakt. Die Alkohole wurden dem erkaltenden Agar zugesetzt. Die beimpften Kulturplatten wurden unter Standardbedingungen inkubiert (23 °C, pH 6,8, Luftfeuchtigkeit 85 %). Die Auswertung erfolgte nach 3 Wochen unter Bestimmung des Bewuchses in % der Plattenfläche und der Rhizomorphenzahl.

Tab. 19 und Abb. 17 (S. 88) geben die Ergebnisse wieder. Äthanol in einer Konzentration von 10 mM und 30 mM fördert das Wachstum und vor allem die Bildung von Rhizomorphen im Vergleich zum Standardmedium ganz erheblich. Dies trifft vor allem für die Stämme zu, die sonst keine Rhizomorphen bilden. So konnte bei dem Isolat 7 eine echte Rhizomorphenvbildung induziert werden. Das Wachstum in Medien mit Methanolzusatz ist gehemmt und wesentlich geringer als z.B. auf dem Minimalmedium, obwohl der Alkohol dem angereicherten Standardmedium zugesetzt worden war. Methanol ist für

Abb. 17 : Wachstum und Rhizomorphenbildung von *A. mellea* bei Zusatz von Äthanol, Methanol und Isopropanol (Auswertung nach 3 Wochen).



A.mellea giftig. Die Wirkung von Isopropanol ist indifferent und scheint stamm-spezifischer Natur zu sein. Sonst schwächer wachsende Stämme werden gering gefördert (6, 13), andere dagegen in ähnlichem Umfang gehemmt. Insgesamt decken sich die Ergebnisse mit den aus der Literatur bekannten (GARRAWAY 1967, 1968, 1972; ALLERMANN und SORTKJAER 1972, 1973).

2.8.2. Zusatz von Wurzelextrakten

2.8.3. Zusatz von Rindenextrakten

2.8.4. Zusatz von Holzextrakten

Es wurden Heißwasserextrakte und Extrakte mit einem Äthanol-Essigsäure-Chloroform-Gemisch hergestellt.

Die Heißwasserextrakte wurden durch 20 minütiges Kochen der vorher zerkleinerten und gemahlenden Wurzel-, Rinden- und Holzstückchen äußerlich gesunder Fichten und Erlen in destilliertem Wasser gewonnen.

Die gewonnenen Extrakte wurden sterilgefiltert und auf eine hohe Konzentration eingeeengt (50 ml).

Die Extraktion mit dem Äthanol-Essigsäure-Chloroform-Gemisch erfolgte in großen Erlenmeyerkolben (1 l). Den kleingemahlenden Substraten wurden 2 Liter des Extraktionsgemisches zugesetzt. Sie wurden bei 4 °C 16 Stunden inkubiert. Die Mischungen wurden dann sterilgefiltert und wie vorher im Rotationsverdampfer auf 50 ml eingeeengt.

Die Extrakte wurden dann dem erkaltenden Standardmedium in einer Konzentration von 0,2 % (i.e. 2 ml/1000 ml Nährlösung) zugesetzt. Als Kontrolle dienten Kulturplatten mit dem Standardmedium und dem Extraktionsmittelgemisch.

Die beimpften Kulturen wurden bei 22 °C vier Wochen lang inkubiert. Die dabei auftretenden pH-Werte können den Tab. 20 und 21 entnommen werden.

Abb. 18 (S. 91) und Tab. 20 zeigen die Ergebnisse, die mit dem wäßrigen Extrakt der einzelnen Substrate erhalten wurden. Die Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

- Inhaltsstoffe der Fichtenbestandteile fördern das Wachstum und die Rhizomorphenbildung
- Erlenrinde und Erlensplintholz haben eher hemmende Wirkung
- Wurzeln fördern eher als Rinde, Splint hat nur bei Fichte Wirkung
- bei manchen Stämmen wird die Bildung von Rhizomorphen induziert (Stamm 7 und 3)

Abb. 19 (S. 92 und 92 a) und Tab. 21 geben die Ergebnisse der Versuche mit den organischen Extrakten wieder. Sie lassen sich so darstellen:

- Die organischen Extrakte sowohl von Wurzel als auch von Rinde hemmen Wachstum und Rhizomorphenbildung
- Die Hemmung ist bei Erle größer als bei Fichte
- Die Wirkung ist auf die Rhizomorphenbildung größer als auf das Allgemeinwachstum
- Das Splintholz zeigt nur eine geringe Hemmung gegenüber dem Standardmedium
- Durch Erlenrinde und Erlenwurzel wird in vielen Fällen die Bildung von Rhizomorphen unterdrückt
- Die Kontrollen zeigen, daß die Extraktionsmittel keine Wirkung auf den Pilz ausüben.

2.8.5. Zusatz von Bodenlösungen des im Freiland verwendeten Substrats

Es wurden wäßrige (neutrale), saure und basische Bodenextrakte des Pflanzsubstrats hergestellt. Die Bodenproben wurden dazu mit 2 Liter destilliertem Wasser bzw. 0,1N-HCl

Abb. 18 : Wachstum und Rhizomorphienbildung von *A. nelleri* in einem Standardmedium nach Zusatz wässriger Wurzel-, Rinden- und Holzextrakte (Auswertung nach 4 Wochen), Inkubation bei 23 °C.

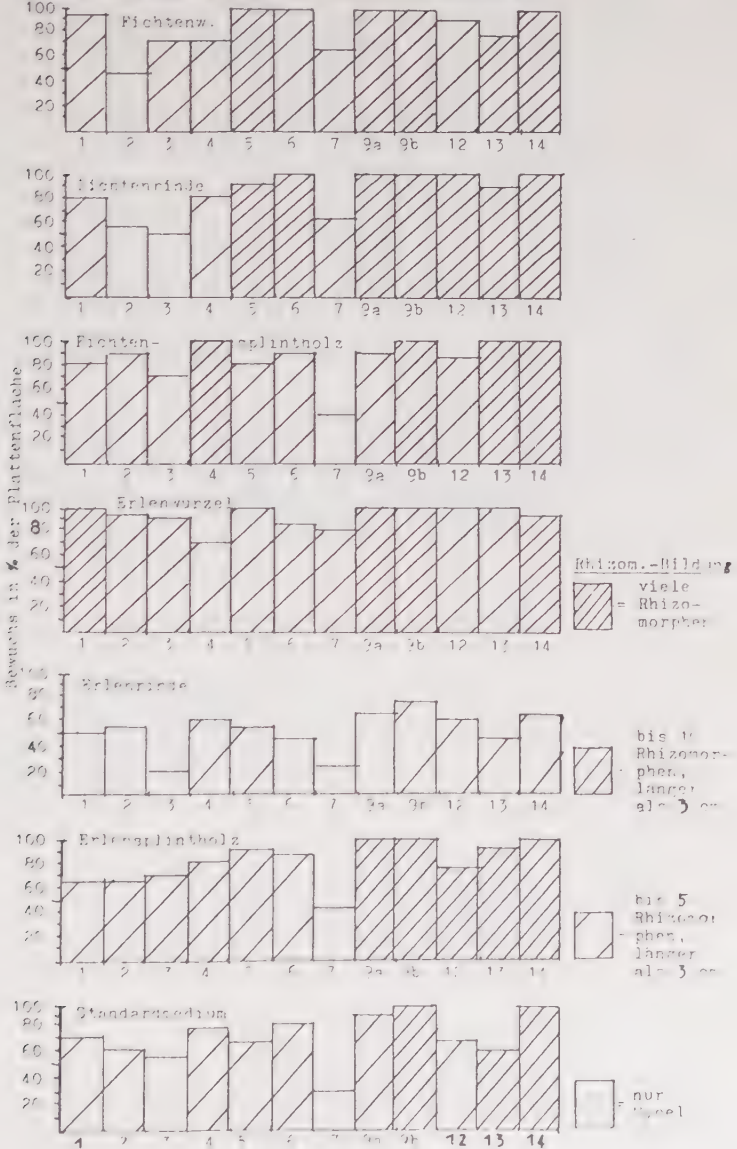
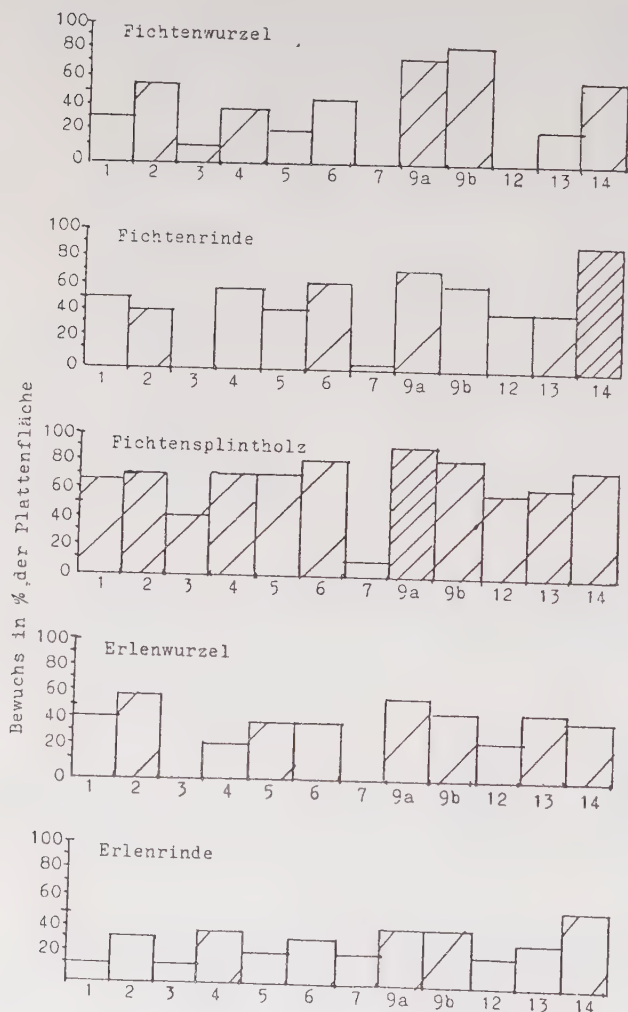
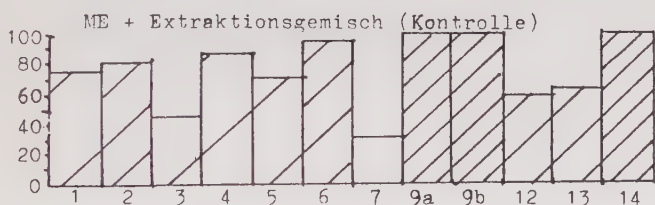
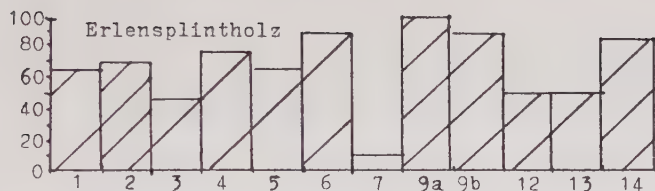


Abb.19 : Wachstum und Rhizomorphenbildung von *A. mellea* in einem Standardmedium nach Zusatz eines kombinierten Äthanol-Essigsäure-Chloroformextrakts aus Wurzeln, Rinde und Splintholz von Erle und Fichte (Auswertung nach 4 Wochen).



Bewuchs in % der Plattenfläche



= nur Mycel



= bis 5 Rhizomorphen,
länger als 3 cm



= bis 10 Rhizomorphen,
länger als 3 cm



= viele Rhizomorphen,
länger als 3 cm

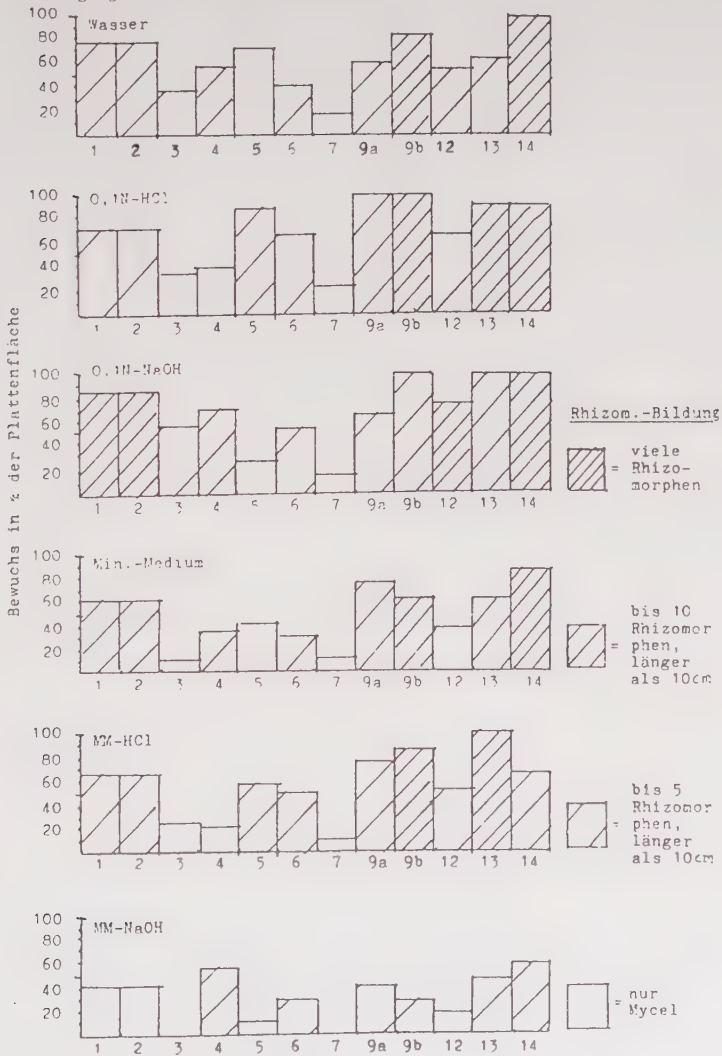
bzw. 0,1N-NaOH-Lösung bei 15 °C 24 Stunden lang gerührt, sterilgefiltert und im Rotationsverdampfer auf 50 ml eingeengt.

Die so gewonnenen Extrakte wurden dann dem erkaltenden Minimalmedium in einer Konzentration von 0,2 % zugesetzt. Als Kontrolle dienten Versuchsansätze mit Minimalmedium (0,5 % Malzextrakt) und entsprechenden Mengen der Extraktionsmittel HCl und NaOH. Die beimpften Kulturen wurden bei 22 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit vier Wochen lang inkubiert. Die pH-Werte der einzelnen Medien können der Tab. 22 entnommen werden.

Die Ergebnisse (Abb. 20, S. 94) lassen sich folgendermaßen interpretieren:

- Der wässrige Extrakt, der saure und der basische Extrakt fördern gegenüber dem Minimalmedium das Wachstum und auch die Rhizomorphenbildung
- Die Förderung der einzelnen Extrakte zeigt stammspezifische Abhängigkeiten und ist nicht bei allen Isolaten gleich
- Bei einer Reihe von Stämmen kommt es zur Induktion der Rhizomorphenbildung
- Auch die Kontrollen zeigen einen fördernden Effekt, was mit einem besseren Aufschluß der im Minimalmedium vorhandenen Nährstoffe durch Säure- bzw. Basenzusatz erklärt werden könnte.

Abb. 20: Wachstum und Rhizomorphenbildung von *A. niger* in einem Maximalmedium mit 0,5 % Malzextrakt nach Zusatz verschiedener Bodenextrakte des im Freilandversuch verwendeten Pflanzsubstrats unter sterilen Bedingungen (Auswertung nach 4 Wochen).



Versuch	Tab./S.	1	2	3	4	5	6	7	9a	9b	12	13	14
2 % ME	Tab. 1	1,5	1,5	3	2	1	1	2	1	1	1,5	1,5	1
Wachstumsge- schwindigkeit (Reihenfolge)	S. 36	6	9	10	12	7	5	11	3	2	4	8	1
Dauerkultur	Tab. 3	3	1	3	2	1	1	3	1	1	2	3	1
Holzbewach- sungsrate 2%ME	Tab. 4												
FK		2	3	3	1	1	3	-	1	1	1	-	2
FS		1	2	2	1	2	2	-	1	1	2	-	1
FM		1	1	1	1	2	1	-	1	1	1	1	1
EK		2	2	2	1	1	2	-	1	1	1	3	1
ES		1	2	2	1	1	2	-	1	1	1	2	1
EM		1	1	2	1	2	2	-	1	1	2	1	1
Holzbewach- sungsrate MM	Tab. 5												
FK		1	3	1	3	3	3	3	2	3	3	3	2
FS		1	3	1	3	3	3	3	3	3	3	-	3
FM		3	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	2
EK		2	2	2	3	3	1	2	1	3	3	1	1
ES		3	3	1	3	3	1	2	1	2	1	2	1
EM		1	3	1	3	2	1	1	1	2	1	1	1
Sägemehl- aufschwemmung	Tab. 6												
FM		4	4	4	2	4	4	4	4	4	4	4	1
EM		4	4	4	1	4	4	4	4	1	4	4	1
Schüttelkultur (Reihenfolge)	Tab. 7	11	10	12	3	2	7	9	4	6	5	8	1
Aufgelegte Scheibchen 2%ME	Tab. 8												
F		2	2	3	4	3	4	4	2	2	1	2	1
E		1	2	2	3	1	2	3	2	2	1	2	1
RB auf natürlichen Substraten	Tab. 9												
LS		3	4	4	3	2	3	4	2	1	3	2	1
NS		2	4	4	3	3	3	4	3	3	3	3	1
EWR		2	4	4	2	2	3	4	3	1	3	2	2
FWR		2	4	4	3	2	3	4	4	2	4	3	1
EW		1	4	4	2	3	4	3	2	1	3	2	2
FW		2	4	4	3	2	4	4	3	1	4	2	2
RB in natürlichen Substraten	Tab. 10												
Sand		4	3,5	4	2,5	3	4	4	3	2,5	4	3	3
Torf		3	3,5	4	2	1	3,5	4	2	1	4	2	1
Erde		4	3	4	2,5	3,5	3	4	3	4	3,5	3	2,5
Substrat		4	2,5	4	2	4	4	4	3	4	4	3	2
Kontrolle		4	2	4	3	4	3	4	2,5	3	4	1,5	1,5
Wirtsart Laub-/ Nadelholz	S. 30	N	L	N	L	N	L	L	L	L	L	L	L
Zw.-Summe		71,5	88	92	68	71,5	81,5	83	64,5	59,5	89	66	44

Versuche	T/S	1	2	3	4	5	6	7	9a	9b	12	13	14
RB - natürl. Substr., sterile Bedingungen													
Sand		4	3	4	2	2,5	3	3,5	3	2	3	2,5	3
Torf		2	2,5	4	2	1	2,5	4	1	1	2,5	2	1,5
Erde		3	3	4	2	2,5	2,5	4	2	2,5	3	2	1,5
Substrat		4	2,5	4	2	2,5	3	4	2	2	2,5	1,5	1
Kontrolle		4	2,5	4	3	4	3	4	3	3	4	2,5	1,5
pH-Optimum		5,5 6,0	5,0 6,0	6,5	4,5 8,0	5,5	5,5	4,5	5,5	5,5	5,5	5,5	4,0 7,0
Bewachsung bei 50 % Luftfeuchte von 100 %		3 2	3 2	3 2	2 1	2 2	3 2	3 2	2 1	2 1	3 2	3 2	2 1
RB bei Boden- 50 % feuchte von 100 %		4 2,5	0 3	4 2	4 1	0 2	3,5 3	4 4	3 1,5	3,5 1	3,5 2	4 3	1 1
Temp.-Optimum in °C		22	24	22	22-24	22	24	24	22	22-24	22-24	24	22
W - bei Zusatz von Alkoholen													
Athanol (10 mM)		1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1
Athanol (30 mM)		1	2	2	2	1	2	2	1	1	2	1	1
Methan. (10 mM)		3	4	4	4	3	3	4	4	2	3	4	3
Isopro. (10 mM)		2	2	3	2	2	2	3	2	1	2	2	1
ME		1	2	2	2	2	2	3	1	1	2	2	1
MM		3	3	3	4	4	3	4	2	2	4	3	2
W - bei Zusatz wäss- riger Extrakte													
FW pH 5,8		1	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	1
FR 6,4		2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1
FS 6,0		2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1
EW 5,5		1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1
ER 5,6		2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2
ES 5,6		2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1
ME 6,8		2	2	2	2	2	2	3	1	1	2	2	1
W - bei Zusatz von Äthanol-Acetat-Chloro- formextrakten													
FW pH 6,0		3	2	3	2	3	2	4	2	1	4	3	2
FR 6,7		2	2	4	2	2	2	3	2	2	2	2	1
FS 5,8		2	2	2	2	2	2	3	1	2	2	2	2
EW 6,2		2	2	4	3	2	2	4	2	2	3	2	2
ER 6,4		3	3	3	2	3	3	3	2	2	3	3	2
ES 5,1		2	2	2	2	2	1	3	1	1	2	2	1
MEK 6,2		2	2	2	1	2	1	3	1	1	2	2	1
ME 6,8		2	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2	1
W - bei Zusatz versch. Bodenextrakte													
Wasser pH 7,1		2	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2	1
0,1N-HCl 2,2		2	2	3	2	1	2	3	1	1	2	1	1
0,1N-NaOH 7,3		1	1	2	2	3	2	3	2	1	2	1	1
MM 6,8		2	2	3	2	2	3	3	2	2	2	2	1
MM-HCl 5,1		2	2	3	3	2	2	3	2	1	2	1	2
MM-NaOH 7,8		2	2	4	2	3	3	4	2	3	3	2	2
Summe		80,5	75,5	100	75	72,5	75,5	110,5	60,5	55	82,5	72,5	50,5
Übertrag Blatt S.95		71,5	88	92	68	71,5	81,5	83	64,5	59,5	89	66	44
Total		152	163,5	192	143	144	157	193,5	125	114,5	171,5	138,5	94,5

Zum Abschluß des ökophysiologischen Teils der Arbeit soll versucht werden, die wichtigsten Ergebnisse zusammenzufassen, um damit eine Aussage über die unterschiedliche Vitalität der einzelnen Stämme zu machen. Auf Grund dieser Ergebnisse sollten die für die Freilandversuche benötigten Inokulationsstämme herausgesucht werden. Die Seiten 95 und 96 zeigen eine Zusammenfassung aller Ergebnisse. Es wurden für jeden Stamm die Wachstumskennziffern addiert und die Gesamtsumme durch die Zahl der jeweiligen Versuche dividiert. So bekommt jeder Stamm eine Kennziffer zwischen 1 und 4, die den auf Seite 41 festgelegten Bewuchsklassen entspricht. Für die einzelnen Isolate gilt:

Isolat	Gesamtsumme	Zahl der Versuche	Kennziffer
1	152	67	2,3
2	163,5	66	2,5
3	192	67	2,9
4	143	67	2,1
5	144	66	2,2
6	157	67	2,3
7	193,5	61	3,2
9a	125	67	<u>1,9</u>
9b	114,5	67	<u>1,7</u>
12	171,5	67	2,6
13	138,5	64	2,2
14	94,5	67	<u>1,4</u>
Mittelwert:			2,27

Nach dieser Klassifizierung erweisen sich die Stämme 14, 9a und 9b als äußerst vital, der Stamm 7 als sehr träge. Da die Stämme 9a und 9b von zwei benachbarten Bäumen am selben Standort isoliert worden waren, sich in zahlreichen Versuchen praktisch gleich verhalten hatten und es sich bei beiden um *A.bulbosa* handelt, kann angenommen werden, daß ein und derselbe Stamm vorliegt. Aus diesem Grund wird im weiteren Verlauf der Arbeit nur noch ein Isolat 9 geführt.

Diese Untersuchungen zur Biologie des Hallimasch waren nötig für nachfolgende Feldversuche, in deren Verlauf der Pilz in lebende System Wirtspflanzen künstlich eingebracht werden mußte. Über die Infektionsbiologie von *Armillaria mellea* ist bis zum heutigen Tag relativ wenig bekannt. Zwar wurde der Mechanismus der Infektion durch THOMAS (1934), SCHMID (1954) und WOESTE (1956) eingehend aufgeklärt und WOELFLE (1950 und 1951) und BECKER (1968) konnten Zusammenhänge zwischen Standort und Hallimaschbefall herstellen. Über das Wann und Warum einer Infektion, über die Faktoren, die eine solche auslösen, über die Ursachen des Übergangs von der saprophytischen in die parasitische Phase, liegen aber keinerlei Informationen vor. So ist man auf Beobachtungen und daraus abzuleitende Hypothesen angewiesen, deren einleuchtendste einen Bezug zwischen Vitalität und Aggressivität dieses Pilzes herzustellen versucht. Der Beweis, daß bei *A.mellea* eine starke Vitalität zwingend eine hohe Aggressivität mit sich bringt, daß also ein schnell und gut wachsender Hallimaschstamm auch sehr infektiös ist, kann nicht geführt werden, aber einige Beobachtungen und Überlegungen deuten auf einen solchen Zusammenhang hin. Zwar kann ein vitaler Pilz mit hoher Wachstumsrate diese auch als Saprophyt bei der Verwertung toten organischen Materials nutzen, zum anderen bedeutet im Falle des Hallimasch eine hohe Wuchsintensität aber auch eine vermehrte Bildung von Rhizomorphen und damit ein erhöhtes Infektionspotential. Dieser Sachverhalt deckt sich mit der Beobachtung eines verstärkten Hallimaschbefalls nach Trockenjahren wie etwa 1947, 1949 und 1976. Durch Austrocknung entstanden an der Rhizomorphenrinde Risse und infolge dieses mechanischen Reizes und der Verletzung trieben an den Wundstellen verstärkt Seitenrhizomorphen aus, was in den nachfolgenden feuchteren Jahren zu einem hohen Infektionspotential und zusammen mit der Schwächung der Wirtspflanzen

durch die Trockenheit zu dem starken Befall führte. Die Rhizomorphen als Infektionsorgane des Hallimasch bestimmen seine Rolle als Parasit. Von einer Nahrungsquelle aus (meist Laubholzstubben) wächst *A.mellea* mit seinen Rhizomorphen bis zu mehreren Metern durch den Boden und kommt schließlich in Kontakt mit dem Wurzelsystem benachbarter Bäume. Die Rhizomorphen heften an den gesunden Wurzeln an, und dieser mehr oder weniger feste Kontakt kann über Jahre hinweg bestehen bleiben, ohne daß Infektionen stattfinden. Der Pilz lebt in dieser Zeit saprophytisch durch Verwertung der ihm von seiner Nahrungsquelle angebotenen Stoffe. Unter günstigen Bedingungen, wie Schwächung des Wirtes durch klimatische Faktoren oder Befall des Wirtes seitens eines anderen Parasiten, kann die Rhizomorphe dann in einer besonderen infektiösen Modifikation der "*Rhizomorpha fragilis*" (THOMAS 1934; WOESTE 1956) die Wurzelrinde penetrieren und als Mycel im kambialen Bereich weiterwachsen. Nach diesem aktiven Infektionsvorgang lebt der Pilz als Parasit von Stoffen, die der befallene, noch lebende Wirt zu bieten hat. Voraussetzung für diese Infektion ist also die Ausbildung von Rhizomorphen einerseits und die Existenz einer geeigneten Nahrungsquelle andererseits. Dieser Zusammenhang wurde von ZYCHA (1970) diskutiert. GUILLAUMIN und RYKOWSKI (1978) berichten von einer direkten Abhängigkeit der Virulenz von *A.mellea* in seiner parasitischen Phase von der Art und der Zusammensetzung der Nahrung, die dem Pilz zum Infektionszeitpunkt zur Verfügung stand.

In diesem Kontext sollte nicht unerwähnt bleiben, daß *A.mellea*-Infektionen aber auch ohne das Zutun von Rhizomorphen beobachtet wurden. FOX (1964) und SWIFT (1964, 1968) beschreiben einen gravierenden Hallimaschbefall an Kakao-pflanzen in Rhodesien bei Abwesenheit jeglicher Rhizomorphen.

Die Autoren diskutieren unter diesen Bedingungen als möglichen Infektionsweg den Kontakt von gesunden Wurzeln mit befallenen, obgleich nur wenige anatomische Untersuchungen solcher Infektionsvorgänge angestellt wurden. Abgesehen von diesem Sonderfall in tropischen Böden sind die Rhizomorphen von *A.mellea* in den gemäßigten Klimazonen für einen Befall unerlässlich. In einer neueren Arbeit bezeichnet RYKOWSKI (1981) die wachsenden Spitzen der Rhizomorphen vorbehaltlos als die eigentlichen "Vektoren" einer Hallimaschininfektion. Ihre Anzahl in einer Volumeneinheit der Rhizosphäre bestimmt nach RYKOWSKI (1978, 1981) das Infektionspotential an einem gegebenen Standort.

Auf Grund dieser Überlegungen wurde in der vorliegenden Arbeit die Vitalität eines *Armillaria mellea*-Stammes - hauptsächlich gemessen an der Bildung von Rhizomorphen - als Maß für seine Eignung zu künstlichen Infektionsversuchen in dem nachfolgenden Freilandexperiment benutzt. Die Übersicht auf Seite 97 weist die Stämme 9 und 14 mit ihrer niedrigen Kennziffer als besonders vital aus. Deshalb wurden die Infektionsexperimente im Gewächshaus und im Freiland mit diesen Isolaten durchgeführt. Bemerkenswert ist es in diesem Zusammenhang, daß es sich bei beiden Stämmen um *Armillaria bulbosa* handelt und beide von Laubholz isoliert wurden. Beide stammen aus geographisch unterschiedlichen aber ökologisch gleichartigen Standorten, Stamm 9 aus den Donauauen und Stamm 14 aus den Rheinauen. Auf beiden Standorten waren diese Isolate beteiligt am Absterben von Spitzahorn (GRAF 1982), sie wurden also in ihrer parasitischen Phase auf einem Standort aktivsten pathologischen Geschehens isoliert. Alle übrigen Isolate wurden auf Stubben, abgestorbenen Bäumen oder zumindest auf Standorten gesammelt, an denen keine großflächigen pathologischen Vorgänge beobachtet werden konnten, so daß anzunehmen ist, daß der Großteil dem Biotop während ihrer saprophytischen Phase entnommen wurde.

3. VORBEREITENDE INOKULATIONSVERSUCHE

Die Problematik, die dieser Arbeit zugrunde lag, erforderte eine möglichst praxisnahe Beantwortung der aufgeworfenen Fragestellungen. Diese konnte nur gewährleistet werden in einem breit angelegten Feldversuch. Im Rahmen dieses Freilandversuches aber war es erforderlich, den Parasiten in eine große Anzahl von eingetopften Versuchspflanzen, die je nach der Art einer Vorbehandlung mit Arboriziden eine unterschiedliche Krankheitsdisposition aufwiesen, einzuschleusen. Dies konnte nur gelingen, wenn eine treffsichere und erfolgversprechende Inokulationsmethode zur Verfügung stand oder der Versuchsaufbau eine gleichzeitige Anwendung mehrerer Infektionsmethoden an ein und derselben Testpflanze zuließ. In der vorliegenden Arbeit wurde eine neue, erfolgversprechende Methode entwickelt, die zusammen mit drei anderen, in der Literatur wiederholt zitierten Verfahren, angewendet wurde.

3.1. Inokulationsversuche an Topfpflanzen im Gewächshaus

Um die auf Grund der Ergebnisse der ökophysiologischen Versuche ausgewählten *A.mellea*-Stämme 9 und 14 hinsichtlich ihrer Aggressivität testen und gleichzeitig die Eignung der in der Literatur häufig beschriebenen Inokulationsverfahren überprüfen zu können, wurden in einem vorgezogenen Gewächshausversuch eingetopfte Fichten und Erlen künstlich infiziert. Die Testpflanzen waren zum Teil vorher auf unterschiedliche Art und Weise vorbehandelt worden. Parallel zu diesem Gewächshausversuch wurde mit denselben Stämmen und Inokulationsmethoden eine kleine Versuchsanlage mit 108 Fichten im Freiland beimpft. Dieses Experiment wird im Kapitel 4 beschrieben.

3.1.1. Material und Methoden

Aufgrund des begrenzten Platz-Angebotes im Gewächshaus konnte jeder Versuchsansatz nur mit 5 Pflanzen und 2 Kontrollpflanzen je Wirtsart besetzt werden. Bei den Testpflanzen handelte es sich um je 48 Fichten (*Picea abies* (L.) Karst., 3-jährig und Schwarzerlen (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 1-jährig). Sie standen teils in Töpfen, teils in Plexiglaschalen. Das Pflanzsubstrat bestand aus einer Mischung von Walderde, Gartentorf und Flußsand im Verhältnis 3:3:4 bei einem pH-Wert von 6,5. Das Wurzelsystem dieser Pflanzen konnte zum Teil durch Plexiglaswände beobachtet werden. Die Inokulation erfolgte mit Stamm 14 (*A. bulbosa*) auf zwei verschiedene Arten in jedem Pflanzgefäß. Als Inokula fanden einmal ein Rhizomorphenknäuel, zum anderen ein künstlich bewachsenes Holzklötzchen Anwendung. Beide Impfstücke wurden etwa 5 - 7 cm unter der Bodenoberfläche im zentralen Wurzelbereich der Versuchspflanze ausgebracht. Die Pflanzen wurden vor der Inokulation bzw. während der gesamten Versuchsdauer unterschiedlichen Streßbedingungen ausgesetzt. Im einzelnen wurden folgende Behandlungen durchgeführt:

- pH-Veränderung des Substrats (pH 6,5) mit
 - 0,1N-HCl (pH 5,0)
 - 0,1N-NaOH (pH 7,8)
- Besprühen der Versuchspflanze mit dem Herbizid Glyphosate (Roundup) in
 - der halben Standardkonzentration
i.e. 0,75 ml/2,5 qm
 - der Standardkonzentration
i.e. 1,5 ml/2,5 qm
- Wurzelverletzung durch Abschneiden einer dicken Seitenwurzel und Anritzen mehrerer kleiner Wurzeln

- Aufrechterhaltung unterschiedlicher Feuchtigkeitsstufen während der gesamten Versuchsdauer (Wasserstreß)
 - naß (dauerfeucht)
 - wechselfeucht
 - trocken

Die pH-Veränderung erfolgte durch Zusatz von HCl und NaOH-Lösungen zum Pflanzsubstrat, die Applikation von Glyphosate geschah für jede Pflanze separat, mittels einer Blumenspritze. Die unterschiedlichen Feuchtigkeitsstufen wurden simuliert, indem ein Teil der Testpflanzen während der gesamten Versuchslänge in einem Gefäß mit Wasser gehalten, ein anderer Teil je drei Tage in einem Wassergefäß und dann wieder im Trockenen gelagert und der letzte Teil der Versuchspflanzen nur durch eine geringfügige Wassergabe im Abstand von etwa 14 Tagen vor der endgültigen Austrocknung bewahrt wurde. Eine Kontrolle nach vier Monaten erbrachte keine positiven Ergebnisse. Die Endauswertung erfolgte nach sieben Monaten.

3.1.2. Ergebnisse

Abbildung 21 (S. 104) zeigt die Ergebnisse des Gewächshausversuches. Unter den aufgeführten Bedingungen blieb der Infektionserfolg, bis auf wenige Ausnahmen, aus. Die Ergebnisse können folgendermaßen zusammengefaßt werden:

- bei den Fichten gab es in keinem einzigen Fall eine gesicherte Anheftung von Rhizomorphen an den Wurzeln
- bei den Erlen konnte in sechs Fällen eine Anheftung von Rhizomorphen an den Wurzeln beobachtet werden, wobei in drei Fällen diese Anheftung auch zu einer nachfolgenden Infektion und zum Absterben der Versuchspflanzen geführt hatte

Abb. 21: *A. mellea*-Infektionsversuch an Topfpflanzen im Gewächshaus (Auswertung nach 7 Wochen).

Behandlung	Fichten R.-Anheftung			Erlen R.-Anheftung		
	-	0	+	-	0	+
- pH 5,0	3	2	0	4	0	1
- pH 7,8	5	0	0	4	1	0
- Kontrolle (pH 6,5)	2	0	0	2	0	0
Roundup						
- 0,75 ml/2,5 m ²	3	2	0	3	1	1
- 1,50 ml/2,5 m ²	2	3	0	1	1	3 *)
- Kontrolle (unbehandelt)	2	0	0	2	0	0
Wurzelverletzung	5	0	0	4	1	0
- Kontrolle (unverletzt)	2	0	0	2	0	0
Unterschiedliche Feuchtigkeiten						
- nass (dauerfeucht)	4	1	0	5	0	0
- wechselfeucht	5	0	0	3	2	0
- trocken	3	2	0	2	2	1
- Kontrolle (wechsel-feucht)	2	0	0	2	0	0

Legende: Inokulum-Wurzel

- = kein Kontakt feststellbar
- 0 = Kontakt vorhanden, jedoch unklar
- + = Kontakt vorhanden, mit ziemlicher Sicherheit Rhizomorphenanheftung
- R = Rhizomorphen

*) Erlen tot, Mycel gebildet

- von allen Vorbehandlungen erwies sich die Applikation von Glyphosate in der angegebenen einfachen Konzentration am wirkungsvollsten hinsichtlich einer Prädisponierung der Versuchspflanze für eine Infektion durch *A. mellea*. Alle drei infizierten und abgestorbenen Individuen waren auf diese Weise vorbehandelt worden
- die Ansäuerung des Pflanzsubstrats und die totale Austrocknung hatte bei Erle je einmal eine Anheftung von Rhizomorphen zur Folge, während bei der Fichte Anheftungen nicht gesichert erschienen
- mechanische Verletzungen der Wurzeln gaben in keinem Fall einen Anlaß für eine Infektion durch *A. mellea*
- Bedingungen, die für die Wirtspflanzen optimale Verhältnisse darstellen wie etwa ein pH von 6,5 oder wechselfeuchte Bodenzustände wie sie bei den Kontrollpflanzen vorherrschten, boten dem *Hallimasch* keinen Anreiz zur Infektion

Die Gründe für das Ausbleiben eines eindeutigen Infektionserfolges sind nicht klar zu erkennen. Denkbar wäre, daß sich der Erfolg erst zu einem späteren Zeitpunkt eingestellt hat oder auch daß die gewählten Inokulationsmethoden wenig geeignet waren. Für beide Argumente sprechen Erfahrungen, die im Hauptversuch dieser Arbeit gemacht wurden, sowie Diskussionsbeiträge aus der Literatur, in denen von verschiedenen Autoren relativ lange Inkubationszeiten postuliert werden (PATTON und RIKER 1959; SHAW III 1977).

Andererseits könnten im Zuge der Auswertung des Versuchs beim Herauspräparieren des Wurzelsystems eventuell vorhandene Rhizomorphen-Wurzel-Kontakte mechanisch zerstört worden sein, da diese Verbindungen sehr fein sind, schon bei den leisesten mechanischen Einwirkungen reißen und durch das Substrat zusätzlich verklebt bzw. durch diese Verklebung

oft auch nur vorgetäuscht werden.

In etwa der Hälfte der Fälle war kein Inokulum mehr aufzufinden, in der anderen Hälfte gelang aus den Resten nur noch in zwei Fällen eine Reisolierung auf 2%igem Malzagar. Bei fast allen Versuchsansätzen hatte eine starke Schimmelpilzbildung stattgefunden. Stets war *Trichoderma viride* stark an den Verunreinigungen beteiligt. Möglicherweise liegt in der Anwesenheit von *Trichoderma viride* ein Grund für das gehemmte Wachstum und damit auch für den Mißerfolg bei der Infektion, da dieser Pilz als Antagonist zu *A. mellea* gilt (BLISS 1951; GARRETT 1965; HESKO 1967; MUNNECKE et al. 1972, 1973, 1974, 1975, 1976, 1981; BAKER 1974; FILIP 1977; CORKE 1978; GUILLAUMIN und SCHUBERT 1978; RISHBETH 1979).

3.2. Entwicklung einer neuen Standard-Inokulationsmethode

In Anbetracht der unter 3.1. geschilderten Resultate und der aus der Literatur bekannten widersprüchlichen Ergebnisse früherer Inokulationsversuche mit *Armillaria mellea* mußte dem zu wählenden Inokulationsverfahren besondere Beachtung geschenkt werden. Auf den folgenden Seiten soll eine kurze Übersicht über die in der Literatur beschriebenen Methoden einer künstlichen Infektion mit dem Hallimasch gegeben werden:

<u>Methode</u>	<u>Erfolg</u>	<u>Autor und Wirtspflanze</u>
1. Holzklötzchen, die unter sterilen Bedingungen im Labor zur Bewachung gebracht wurden.	mittelmäßige Infektion an Topfpflanzen nach 6 Monaten bis 3 Jahren. Inokula auf Laubholzbasis durchwegs erfolgreich versprechender als solche auf Nadelholzbasis.	Brefeld (1877) Picea Thomas (1929) Walnuß, Kirsch-Pflaume Reitsma (1932) Ulmus Thomas (1934) Kirsch-Pflaume Bliss (1941) Citrus Bliss (1946) Orange Patton (1951) Pinus Raabe (1955) Pinus, Pfirsich Patton und Riker (1959) Weymouths-Kiefer Mejstrik (1969) P. silvestris P. excelsa Redfern (1970) Rotbuche Munnecke (1971 und 1973) citrus Morrison (1976) Qu. robur Rishbeth (1976) Quercus, Pinus Shaw III (1977) Roterle Shaw III, MacKenzie und Toes (1980) Roterle Singh (1980) Sitka-fichte Rykowski (1981) Pinus, Larix
2. Holzklötzchen, aus einem unter sterilen Bedingungen infizierten Holzblock herausgeschnitten	geringer Infektions-erfolg	Thomas (1934) Kirsch-Pflaume Bliss (1941) Citrus Baker (1942) Cooly (1943) Birne Redfern (1978) Buche Redfern (1978) Buche, Bergahorn
3. Wurzelstückchen und Holzklötzchen aus infizierten Stubben unter unsterilen Bedingungen	nach 6 Monaten kaum Infektionen, nach 2 bis 3 Jahren aber hohe Erfolgsquote	Brefeld (1877) Picea Reitsma (1932) Ulmus Ono (1970) jap. Lärche Swift (1971) Brachystegia Munnecke (1973) Citrus, Birne Rishbeth (1976) Quercus, Pinus Shaw III (1977) Roterle, Eiche, Haselnuß, Weide

4. Agarblöckchen mit Mycel und Rhizomorphen	ohne Erfolg	Schmid (1954) Pinus
5. Rhizomorpha subcorticalis und Rhizomorpha subterranea	ohne Erfolg	Patton und Riker (1959) Weymouths-Kiefer
6. künstlich infizierte Wurzel-segmente	nach 3 bis 4 Jahren erfolgreiche Infektionen, hohe Infektionsquote	Brefeld (1877) Picea Thomas (1934) Kirsch-Pflaume Bliss (1941) Citrus Patton (1951) Pinus Garrett (1956) Weiß-Weide Patton (1959) Pinus Ono (1970) jap. Lärche Shaw III (1977) Roterle Guillaumin und Rykowski (1978)

Die ziemlich indifferenten Erfolgsquoten der in der Literatur aufgeführten künstlichen Infektionsmethoden ließen es angeraten erscheinen, die Inokulationsversuche nicht von einer einzigen Methode abhängig zu machen. Keine der beschriebenen Inokulationsarten konnte einen hundertprozentigen Infektionserfolg garantieren. Deswegen wurden die im Hauptversuch notwendigen Beimpfungen bei jeder einzelnen Versuchspflanze mit vier verschiedenen Methoden zum gleichen Zeitpunkt durchgeführt. Neben drei aus der Literatur bekannten Verfahrensweisen (1, 3, 5) kam als vierte eine neu entwickelte Methode zum Einsatz. Sie basierte auf den in den Vorversuchen gemachten Beobachtungen und Erfahrungen. Die Stämme 9 und 14 hatten bei fast allen beschriebenen Versuchen auf künstlichen Sägemehlnährböden durchwegs ein gutes Wachstum und eine starke Rhizomorphenbildung gezeigt, die auf Erlensägemehl ausgeprägter war als auf Fichtensägemehl. Diese Eigenart führte letztendlich zur Entwicklung der sogenannten "R ö h r c h e n m e t h o d e". Sie beruht auf einem Inokulum, das aus Sägemehl und Malzagar

besteht. Zur Produktion dieses Substrates werden mit Erlen-sägemehl und 2%igem Malzagar gefüllte Reagenzgläser mit dem entsprechenden Stamm des *Armillaria mellea*-Komplexes inokuliert und circa sechs Wochen bei 23 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit im Dunkeln inkubiert. Nach dieser Zeit ist das ganze Substrat von dicht gelagerten weißen und melanisierten Rhizomorphen durchsetzt. Nach Zerstörung des Gläschens am unteren Ende wird die zylinderförmige Rhizomorphen-Agar-Sägemehl-Masse von oben in ein in Wurzelnähe vorgebohrtes Loch im Topf durchgeschoben und der restliche Glaskörper des zerschlagenen Reagenzgläschens entfernt. Auf diese Weise kann in unmittelbarer Nähe des Wurzelsystems ein hohes Infektionspotential ausgebracht werden. Mögliche Wurzelverletzungen durch den scharfen Glasrand des zerstörten Röhrchens können die Chance einer Infektion nur erhöhen. Diese Methode erfüllt nahezu alle Ansprüche, die an ein Verfahren zu stellen sind, das einer großen Anzahl von Versuchspflanzen und gleichzeitig den infektionsbiologischen Besonderheiten eines rhizomorphenbildenden und sich hauptsächlich vegetativ verbreitenden Pilzes wie *A. mellea* gerecht werden soll:

- Sie ist in technischer Hinsicht einfach durchzuführen, was bei der großen Anzahl von Inokulationen Voraussetzung ist.
- Sie ist standardisierbar, so daß jede Testpflanze beim Beimpfungsvorgang einem etwa gleich hohen Infektionspotential ausgesetzt ist.
- Das Inokulum ist in großem Umfang mit versuchstechnisch geringem Aufwand produzierbar.
- Die Beschaffenheit des Inokulums verspricht ein hohes Infektionspotential.
- Die hohe Rhizomorphendichte des Inokulums vergrößert die Chance einer erfolgreichen Reisolierung des Pathogens am Ende des Versuchs.

Zusammen mit der neu entwickelten "Röhrchenmethode" wurden bei den künstlichen Infektionen die folgenden drei aus der

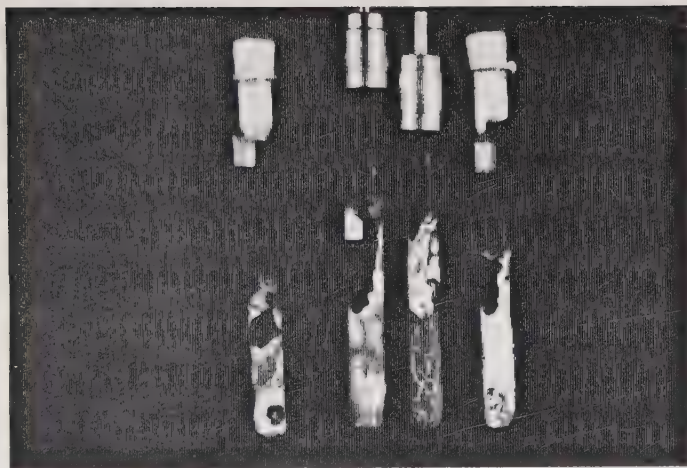


Abb. 21a: Bei der R hrchenmethode verwendetes Inokulum,
bestehend aus S gemehl, Agar und Rhizomorphen.

Literatur bekannten Verfahren angewendet:

- "Klötzchenmethode": Holzklötzchen der jeweiligen Wirtsart werden in Reinkultur mit dem entsprechenden Stamm inokuliert und etwa 2 Monate lang bei 23 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit im Dunkeln inkubiert. Sie sind dann oberflächlich völlig bewachsen, und zum Teil ist auch ihr Inneres von Pilzhyphen durchsetzt. Dieses bewachsenen Klötzchen werden ähnlich wie in der "Röhrchenmethode" beschrieben in ein vorgebohrtes Loch im Pflanzsubstrat in der Nähe der Hauptwurzel ausgebracht.
- "Stubbenmethode": Die Holzklötzchen stammen in diesem Fall aus natürlich besiedelten Stubben, ein Sterilisierungsvorgang ist nicht nötig. Die Inokulation erfolgt in der für die "Klötzchenmethode" beschriebenen Art und Weise.
- "Rhizomorphenmethode": Verwendet wird ein dichtes Knäuel von Rhizomorphen, eine Mischung aus der *Rhizomorpha subcorticalis* und der *Rhizomorpha subterranea*. Das Material stammt aus dem Waldboden und von befallenen Bäumen desselben Standortes, dem auch die besiedelten Stubben der "Stubbenmethode" entnommen werden.

Diese vier Inokulationsmethoden wurden zuerst einer Prüfung in einem künstlichen System unterzogen und dann im Freilandversuch eingesetzt.

3.3. Prüfung von vier Inokulationsmethoden in einem künstlichen System

Um Aufschluß über die Bedingungen zu erhalten, unter denen Inokula durch ein gegebenes Substrat auf ein unbewachsenes Holzstückchen zuwachsen und dieses besiedeln, wurde ein künstliches Versuchssystem entwickelt, mit dessen Hilfe die Existenz eines gerichteten Wachstums von *Hallimaschrhizomorphen* unter wechselnden Parametern nachgewiesen werden konnte.

3.3.1. Material und Methoden

In die Mitte einer mit Pflanzsubstrat gefüllten Plexiglas-schale wurden unbewachsene Holzstückchen gelegt und um diese kreisförmig in einem Abstand von etwa 1 bis 2 cm je ein Inokulum der vier Infektionsarten plaziert (Abb. 22 und 23, S. 112). Als Substrat wurde ein Gemisch von Humus, Sand und Torf im Verhältnis 1 : 1 : 1 mit einem pH-Wert von 6,5 verwendet. Gleichzeitig wurden folgende Parameter variiert:

- Das Porenvolumen und damit der O_2 - und Wasserzustand durch unterschiedliche Preßstufen des Substrats (locker, mittel, fest) bestimmt am Füllgewicht der Schalen.
- Die Substratfeuchtigkeit durch unterschiedliche Wasserzufuhr in den Schalen analog zum Versuch 3.1.1. (feucht, wechselfeucht und trocken).
- Die Durchlüftung und damit der O_2 -Partialdruck im Substrat mittels eines Begasungssystems, das pro Minute etwa 2 Liter Luft durch das geschlossene System transportierte.

Den Versuchsaufbau und Behandlungsplan zeigen die Abbildungen 22 bis 24 (Seiten 112 und 113). Nach zwei Monaten wurden die Holzklötzchen hinsichtlich einer Besiedelung mit *A. mellea* überprüft. Außerdem wurde verfolgt, von welcher Art des Inokulums die Bewachsung ausging. Aus räumlichen und versuchstechnischen Gründen konnte dieser Versuch nur mit dem Isolat 14 (*A. bulbosa*, Haselnuß, Oberrheintal) durchgeführt werden. Zu jedem Versuchsansatz wurden 4 Wiederholungen ausgeführt.

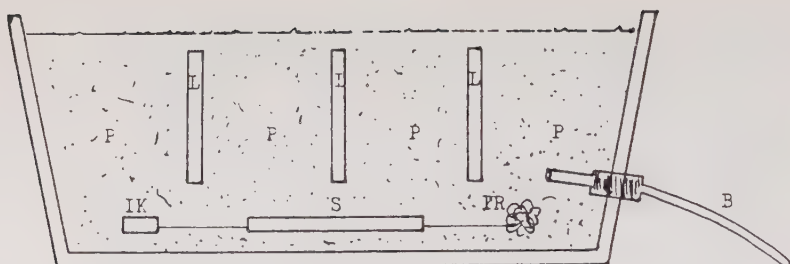


Abb. 22: Längsschnitt durch ein Kulturgefäß zur Prüfung der vier Inokulationsmethoden in einem künstlichen System mit bzw. ohne Belüftung (schematische Darstellung).

B = Belüftungsschlauch vom Kompressor
 IK = Inokula (bewachsenes Klötzchen)
 IR = Inokula (Rhizomorphenknäuel)
 L = Luftschnitte im Kulturgefäß
 P = Pflanzsubstrat in unterschiedlicher Dichte
 S = zu bewachsendes Substrat (Stammscheibchen)

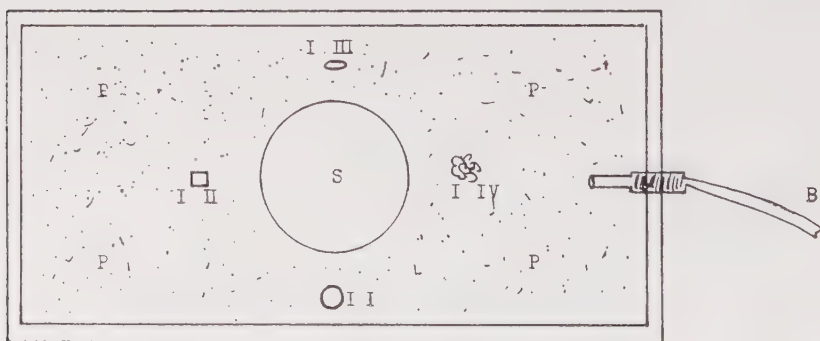
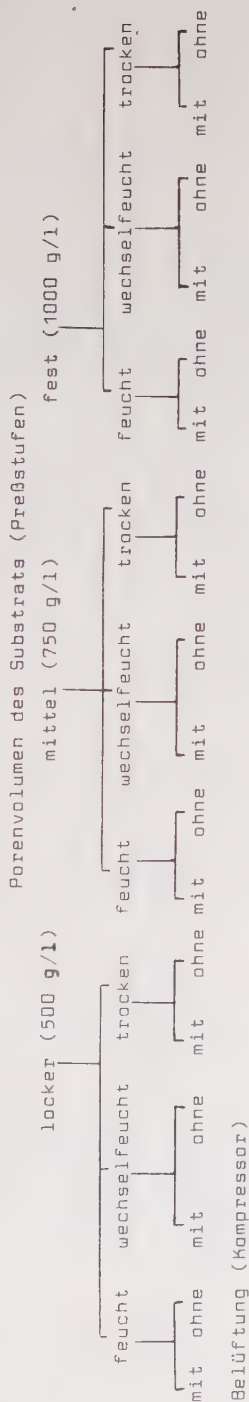


Abb. 23: Grundriß eines Kulturgefäßes zur Prüfung der vier Inokulationsmethoden in einem künstlichen System mit bzw. ohne Belüftung (schematische Darstellung).

B = Belüftungsschlauch vom Kompressor
 I I = Inokulation nach der Röhrenchenmethode
 I II = Inokulation nach der Klötzchenmethode
 I III = Inokulation nach der Stubbenmethode
 I IV = Inokulation nach der Rhizomorphenmethode
 P = Pflanzsubstrat unterschiedlicher Dichte
 S = zu bewachsendes Substrat (Stammscheibchen)

Abb. 24: Prüfung der vier Inokulationsmethoden in einem künstlichen System.



Substrat: Humus : Sand : Torf = 1 : 1 : 1 : 1, pH 6,5

Inokulationsstamm: Isolat 14, *Armillaria bulbosa*, Haselnuß, Oberrheintal

Versuchszahl: Von jedem Versuchsansatz 4 Wiederholungen, insgesamt 4 x 18 = 72 Ansätze.

3.3.2. Ergebnisse

Die Ergebnisse dieses Versuches gibt Abbildung 25 (S.115) wieder. Sie lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Es war eine deutliche Korrelation von Bewachsung und Belüftung einerseits und Bewachsung und Porenvolumen andererseits festzustellen.
- Im belüfteten System kam es weit häufiger zu einem Kontakt zwischen Inokulum und Stammscheibchen als im unbelüfteten.
- Die Versuchsansätze mit einer niedrigen Preßstufe bzw. einem hohen Porenvolumen zeigten eine höhere Anheftungsquote von Rhizomorphen an Stammscheibchen und einen dichteren Bewuchs derselben. In der Preßstufe "fest" (1000 g/l) konnte in nur einem einzigen Fall unter belüfteten und feuchten Verhältnissen ein Kontakt zwischen Inokulum und Stammscheibchen beobachtet werden.
- Im belüfteten System wurden dauerfeuchte Substrate wechselfeuchten Substraten vorgezogen, wohingegen im unbelüfteten System mehr wechselfeuchte Böden Anklang fanden.
- In beiden Systemen wirkten trockene Substrate hemmend auf das Auswachsen der Inokula, unabhängig vom Porenvolumen.
- Im unbelüfteten System hielten sich die Röhrrchen- und die Stubbenmethode die Waage; die beiden anderen Infektionsmethoden blieben ohne Erfolg.
- Im belüfteten System behielt eindeutig die Röhrrchenmethode die Oberhand; die Stubbenmethode empfahl sich als zweite erfolgsversprechende Inokulationsart.

Trotz dieser Ergebnisse wurden im Freilandexperiment alle vier Inokulationsarten beibehalten, da die Verhältnisse im lebenden System und unter Freilandbedingungen von denen in vitro deutlich abweichen. Nichtsdestoweniger gaben die Resultate dieses Versuchs deutliche Hinweise dafür, auf welche Fak-

Abb. 25: Prüfung der vier Inokulationsmethoden in einem künstlichen System, mit bzw. ohne Belüftung, Mittelwerte aus 4 Versuchen.

Porenvolumen Preßstufen	Wachstum bei unterschiedlicher Bodenfeuchtigkeit											
	- feucht -				wechselfeucht				- trocken -			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
locker (500 g/l)												
- ohne Belüftung	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
- mit Belüftung	2	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0
mittel (750 g/l)												
- ohne Belüftung	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0
- mit Belüftung	1	2	2	0	3	0	2	0	0	0	0	0
fest (1000 g/l)												
- ohne Belüftung	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- mit Belüftung	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Temperatur: etwa 20 Grad Celsius

Teststamm: Isolat 14, A. bulbosa, Haselnuß, Oberrheintal

Belüftung: Luft, 2 l/Minute (Kompressor)

Legende: I = Röhrchenmethode
 II = Klötzchenmethode
 III = Stubbenmethode
 IV = Rhizomorphenmethode

0 = keinerlei Bewachsung
 1 = schlecht bewachsen, bis 2 Rhizomorphen
 2 = mittelmäßig bewachsen, 2 bis 5 Rhizomorphen
 3 = mehr als 5 Rhizomorphen

tgren bei der Durchführung des Freilandexperimentes besonderes Augenmerk gerichtet werden mußte. Es war vor allem darauf zu achten, daß

- das Pflanzsubstrat in den Töpfen nicht zu stark gepreßt wurde, also ein großes Porenvolumen gegeben war
- regelmäßig die gesamte Versuchsanlage gegossen wurde, vor allem in trockenen Sommern.

4. FREILANDEXPERIMENTE

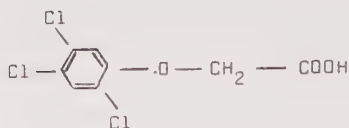
Diese Experimente bilden den Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit. In ihnen soll an unterschiedlich prädisponierten Versuchspflanzen der Wirtsarten *Picea abies* (L.) Karst. und *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. geprüft werden, ob eine Behandlung mit den Herbizid-Wirkstoffen 2,4,5-T und N-(Phosphonomethyl)glycin (Glyphosate) Einfluß auf die Befallsquote durch *Armillaria mellea* (Vahl) Quel. hat. Zu diesem Zweck wurden Fichten und Erlen nach Vorbehandlung mit den beiden Herbiziden nach vier verschiedenen Methoden künstlich beimpft und nach drei bis vier Jahren ausgewertet. Diese Sonitur betraf sowohl das äußere Erscheinungsbild als auch den Infektionszustand der Testpflanzen. Ein geeignetes Versuchskonzept sollte die Trennung reiner Herbizid- und Pathogeneffekte von solchen, die auf einer synergistischen Wirkung von Herbizid und Pathogen beruhen, ermöglichen. Einer kleinen Versuchsanlage, der nur versuchstechnische Bedeutung beigemessen worden war, folgte der Aufbau der großen Anlage, in der der eigentliche Fragenkomplex dieser Arbeit gelöst werden sollte.

4.1. Verwendete Herbizide

Es erscheint angebracht, zu Beginn dieses experimentellen Hauptteils die verwendeten Herbizide anhand ihrer physikalischen, chemischen und biologischen Eigenschaften näher zu beschreiben. Dies erfolgt unter Zuhilfenahme der bekannten Standardwerke zum Pflanzenschutz und zur Schädlingsbekämpfung von WEGLER 1970, MAIER-BODE 1971 und BÜCHEL 1977. Ebenso finden Informationen, die mir freundlicherweise die Hersteller der Produkte zur Verfügung stellten, Eingang in die Charakterisierung dieser Mittel.

4.1.1. 2,4,5-T Trichlorphenoxyessigsäure (2,4,5-T)

Common name:	2,4,5-T
Chemische Bezeichnung:	2,4,5-Trichlorphenoxyessigsäure
Handelsname:	2,4,5-T, Tormona 80, Top-KH
Hersteller:	Schering AG, Düsseldorf Farbenfabriken Bayer AG, Leverkusen Celamerck GmbH & Co KG, Ingelheim BASF AG, Limburgerhof
Wirkungstyp:	Selektives Herbizid mit Wuchsstoffeigenschaften, translozierbar
Bevorzugte Anwendung: (PERKOW, 1971, 1979)	Gegen holzige Pflanzen, zur Kulturvorbereitung, zur Läuterung im Forst oft auch im Gemisch mit anderen Herbiziden
Chemische Formel:	



$C_8H_5Cl_3O_3$
Molgew. 255,49

Physikalische Beschaffenheit:	Kristallin, farblos
Schmelzpunkt:	155 °C (Säure). Triäthanolaminsalz 113 - 114 °C, Isopropylester 46 °C
Siedepunkt:	nicht destillierbar
Dampfdruck:	unter 0,01 mm Hg bei 20 °C
Stabilität:	die Säure ist weitgehend stabil
Korrosives Verhalten:	die Säure schwach korrosiv, die Salze und Ester nicht korrosiv
Löslichkeit:	in Wasser 278 ppm (0,0278 g/100 ml) bei 25 °C, in Methanol 49,60 g, in Äthanol 54,82 g, in Diäthyläther 54,82 g, in Toluol 0,732 g, in Xylol 0,608 g, in 100 ml Lösungsmittel bei 25 °C die Salze sind in Wasser leicht löslich, die Ester praktisch unlöslich

Gebräuchliche Anwendungs-
form:

Wasserlösliche Alkali- und Aminsalze,
Ester als Emulsionskonzentrate

Verträglichkeit mit ande-
ren Mitteln:

Mischungen mit Lösungen von Schwer-
metallsalzen, z.B. Kupfersulfat, kann
zu Ausflockungen führen

analytische Methoden:

Makro:

Gaschromatographische Bestimmung des
Methylesters (Umesterung mit Bortri-
chlorid)

Mikro:

Rückstandsanalyse durch Extraktion mit
Chloroform, Aufarbeitung (Reinigung)
des Extrakts, Spaltung durch Reaktion
mit Pyridin-Hydrochlorid, colorimetri-
sche Bestimmung des entstandenen Tri-
chlorphenols nach Reaktion mit 4-
Aminoantipyrin und Kaliumferricyanid

Toxizität:

akute orale LD₅₀ für Ratten 500 mg/kg,
für Hunde 100 mg/kg. Die Anwendung von
2,4,5-T ist in einigen Ländern wegen
des Verdachts teratogener Wirkung ein-
geschränkt worden

Abbau:

im Boden ziemlich widerstandsfähig ge-
gen Abbau. In der Pflanze Abspaltung
des Essigsäureesters, Ringhydroxylie-
rung des entstandenen 2,4,5-T Trichlor-
phenols, wahrscheinlich Ringöffnung und
Zerfall

Vorsichtsmaßnahmen:

Einwirkung auf Haut, Augen und Luftwege
vermeiden ebenso wie die langanhaltende
Aufnahme auch kleiner Mengen. Zuckerkrän-
ke sollen nicht mit Wuchsstoffherbiziden
arbeiten

Antidot:

kein spezifisches Antidot bekannt.
Symptomatische Behandlung

Giftklasseneinstufung:

keine

Höchstmenge (Toleranz):

in der BRD 0,01 ppm in oder auf Blatt-,
Sproß-, Frucht- und Wurzelgemüse

Wartezeit:

Viehauftrieb und Mahd nach Einsatz auf
Wiesen und Weiden frühestens nach drei
Wochen

Bientoxizität:

Bienenungefährlich

Fischttoxizität:

Fischgiftig. Für die 50 %ige Emulsion
eines 2,4,5-T-Esters ergab sich bei Re-
genbogenforellen eine LC₅₀ von 12 mg/
Liter in 24 Stunden und 9.5 mg/Liter in
48 Stunden

Bemerkungen:

Bei Anwendung die Abdrift von Spritzwolken unbedingt vermeiden. Besonders empfindlich: Reben, Raps, Rüben. Großtropfig spritzen!

Wirkungsweise:

Wuchsstoffherbizid, das über Sproß und Wurzeln aufgenommen werden kann und in der Pflanze als undissoziierte Trichlor-essigsäure, als Glycosid, Glucoseester oder als Kondensationsprodukt oder Komplexverbindung mit Aminosäuren, Peptiden und Eiweißprodukten sowohl akropetal wie basipetal weitergeleitet wird. Es führt zu sichtbaren Symptomen wie Welkeerscheinungen, Veränderung der Blattstellung, Verdrehungen, Verkrümmungen, Verwachsungen und anderen Deformierungen an Trieben und Blättern, ebenso Streckung der Blatt- und Blütenstiele, Verdickungen und Stauungen an Sproß, Blättern und Wurzeln, Verfärbungen der Blätter, tumorähnlichen Mißbildungen, abnormen Wurzelbildungen samenlosen Früchten und verkrüppelten Fruchtblättern und Staubgefäßen. Die herbizide Wirkung ist das Ergebnis biochemischer und physiologischer Reaktionen im Zellstoffwechsel wie zum Beispiel der Hemmung der oxidativen Phosphorylierung, intensiver unregelmäßiger Zellvermehrung und einer gestörten Photosynthese. Die intensive Zellvermehrung führt zu einem hohen Energieverbrauch, es wird mehr Stärke aus den pflanzlichen Reserven zu Zucker hydrolysiert als die Photosynthese nachliefern kann, und so führt dies zu einem vollständigen Verbrauch der gespeicherten Kohlenhydrate, "die Pflanze wächst sich zu Tode".

Bei dem Konzentrations-
reihenversuch verwendete
Konzentrationen:

Ausgangskonzentration des Herbizids
nach Angabe des Herstellers: 700 g/l
(2,4,5-T)

	10^0	entspricht	700 mg/ml
(5 ⁻¹)	2×10^{-1}	"	140 mg/ml
(5 ⁻²)	4×10^{-2}	"	28 mg/ml
(5 ⁻³)	8×10^{-3}	"	5600 µg/ml
(5 ⁻⁴)	$1,6 \times 10^{-3}$	"	1120 µg/ml
(5 ⁻⁵)	$3,2 \times 10^{-4}$	"	224 µg/ml
(5 ⁻⁶)	$6,4 \times 10^{-5}$	"	44,8 µg/ml
(5 ⁻⁷)	$1,3 \times 10^{-5}$	"	8,96 µg/ml
(5 ⁻⁸)	$2,6 \times 10^{-6}$	"	1,79 µg/ml
(5 ⁻⁹)	$5,1 \times 10^{-7}$	"	0,36 µg/ml

Die Verdünnung erfolgte jeweils in
Schritten von 1 : 5.

4.1.2. Glyphosate (Roundup)

Common name:	Glyphosate
Chemische Bezeichnung:	N-(phosphonomethyl)-glycin
Handelsname:	Roundup
Hersteller:	Monsanto, St. Louis, Missouri, USA Monsanto, Brüssel
Vertriebsfirmen:	BASF AG, Limburgerhof Celamerck GmbH & Co KG, Ingelheim
Wirkungstyp:	Systemisches, nicht selektives Nachauf- lauf-Blattherbizid mit Wirkung auf ver- schiedene Enzymsysteme, wobei unter an- derem die Synthese wichtiger Aminosäu- ren gestört wird. Störung des Shikimi- säurewegs
Bevorzugte Anwendung:	Gegen Quecke und andere Samen- und Wur- zelunkräuter sowie gegen ein- und mehr- jährige Gräser. Anwendung nach der Ge- treideernte auf die wiederergrünenden Un- kräuter, gegen Quecke bei einer Wuchs- höhe von 15 - 25 cm

Chemische Formel:



Molgew. 169,08

Chemische und physikali-
sche Eigenschaften:

Physikalische Beschaffen- heit:	farblos, kristallin
Schmelzpunkt:	200 °C
Siedepunkt:	nicht destillierbar
Dampfdruck:	praktisch null
Stabilität:	das Handelsprodukt zeigte 5 % Verlust nach zweijähriger Lagerung bei 60 °C
Korrosives Verhalten:	Berührung der Salzlösung mit galvanisier- tem Metall verursacht Inaktivierung. Aufbewahrung in Kunststoffbehältern

Löslichkeit:	1,0 % der Säure lösen sich bei 25 °C in Wasser. Die Alkali- und Aminsalze sind in Wasser leicht löslich. Die Säure ist schwer löslich in den gebräuchlichen organischen Lösungsmitteln
Gebräuchliche Anwendungsform:	Wäßrige Lösung, enthaltend 480 g pro Liter Glyphosate-Isopropylaminsalz
Verträglichkeit mit anderen Mitteln:	Es wird empfohlen, Roundup nicht gemeinsam mit anderen Herbiziden anzuwenden
Analytische Methoden:	
Makro:	kein spezifisches Verfahren bekannt
Mikro:	Rückstandsanalyse durch spektralphotometrische Bestimmung im UV-Bereich nach Überführung in das N-Nitroso-Derivat (= sek. Amin-Nitrit-Komplex. Monsanto)
Toxizität:	akute orale LD ₅₀ für Ratten 4320 mg/kg, für das Handelsprodukt 4900 mg/kg. Unverdünnnt starke Reizwirkung auf die Augen. Verfütterung von 200, 600, 2000 ppm über 90 Tage und von 30, 100, 300 ppm (Wirkstoff) über zwei Jahre an Ratten ergab keine Veränderungen
Abbau:	der Abbau im Boden erfolgt mikrobiell. Nach 16 Wochen waren weniger als 3 % der Ausgangssubstanz nachweisbar. Starke Bodenadsorption, geringe Auswaschung bzw. Verlagerung
Vorsichtsmaßnahmen:	Berührung von Haut und Augen mit unverdünnter Substanz vermeiden, gegebenenfalls mit reichlich Wasser spülen. Im übrigen allgemeine Maßnahmen. Außer Reichweite von Kindern aufbewahren. Bei Anwendung Abdrift auf Nachbarkulturen vermeiden
Antidot:	kein spezifisches Antidot bekannt. Symptomatische Behandlung
Giftklasseneinstufung:	keine
Höchstmenge (Toleranz):	noch nicht erlassen. In den USA: Getreide: 0,1 ppm, Sojabohne: 0,2 ppm, Sojabohnenfutterstroh: 0,4 ppm
Wartezeit:	durch die Zulassungsbedingungen festgelegt (Nachauflauf)

Bientoxizität:	LD ₅₀ oral: mehr als 100 µg/Biene
Fischtoxizität:	LC ₅₀ (4 Tage) bei Regenbogenforelle 38 ppm, bei Bluegill 78 ppm. Fischnährtiere: LC ₅₀ für Daphnia 192 ppm (48 Stunden)
Bemerkungen:	-
Abbau in der Pflanze:	Glyphosate bleibt innerhalb der Pflanze wirksam und wird erst durch die Mineralisation dem Abbau freigegeben
Wirkungsweise:	Nichtselektives Blattherbizid mit systemischer Wirkung, das über die grünen Teile der Pflanze aufgenommen wird und mit Hilfe des Saftstroms in akropetaler und basipetaler Richtung in der gesamten Pflanze einschließlich der unterirdischen Speicherorgane verteilt wird. Seine Wirkung beruht auf der Hemmung oder Ausschaltung biochemischer Stoffwechselvorgänge in der Pflanze. Hierbei wird insbesondere die Synthese der essentiellen Aminosäuren verhindert im Zuge einer Blockierung eines wichtigen Reaktionsschrittes des Shikimisäurewegs. Die Bildung von Chorisminsäure aus der Shikimisäure wird unterbunden, was die Bildung gewisser essentieller Aminosäuren wie Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan unmöglich macht (HOLLÄNDER und AMRHEIN 1980; AMRHEIN, DEUS, GEHRKE und STEINRÜCKEN 1980; COLE 1982). Glyphosate wirkt vor allem auf das Wurzelwachstum (LUND-HØIE 1975). An Symptomen treten vornehmlich auf Chlorosen, Nekrosen, Welkeerscheinungen, Blattanomalien, Wurzelstauchungen und Sproßverkrümmungen (HOAGLAND und DUKE 1982).

Bei dem Konzentrations-
reihenversuch verwendete
Konzentrationen:

Ausgangskonzentration des Herbizids
nach Angabe des Herstellers: 360 g/l
(Glyphosate)

	10^0	entspricht	360 mg/ml
(5 ⁻¹)	2×10^{-1}	"	72 mg/ml
(5 ⁻²)	4×10^{-2}	"	14,4 mg/ml
(5 ⁻³)	8×10^{-3}	"	2,88 mg/ml
(5 ⁻⁴)	$1,6 \times 10^{-3}$	"	576 µg/ml
(5 ⁻⁵)	$3,2 \times 10^{-4}$	"	115 µg/ml
(5 ⁻⁶)	$6,4 \times 10^{-5}$	"	23,0 µg/ml
(5 ⁻⁷)	$1,3 \times 10^{-5}$	"	4,61 µg/ml
(5 ⁻⁸)	$2,6 \times 10^{-6}$	"	0,92 µg/ml
(5 ⁻⁹)	$5,1 \times 10^{-7}$	"	0,18 µg/ml

Die Verdünnung erfolgte jeweils in
Schritten von 1 : 5.

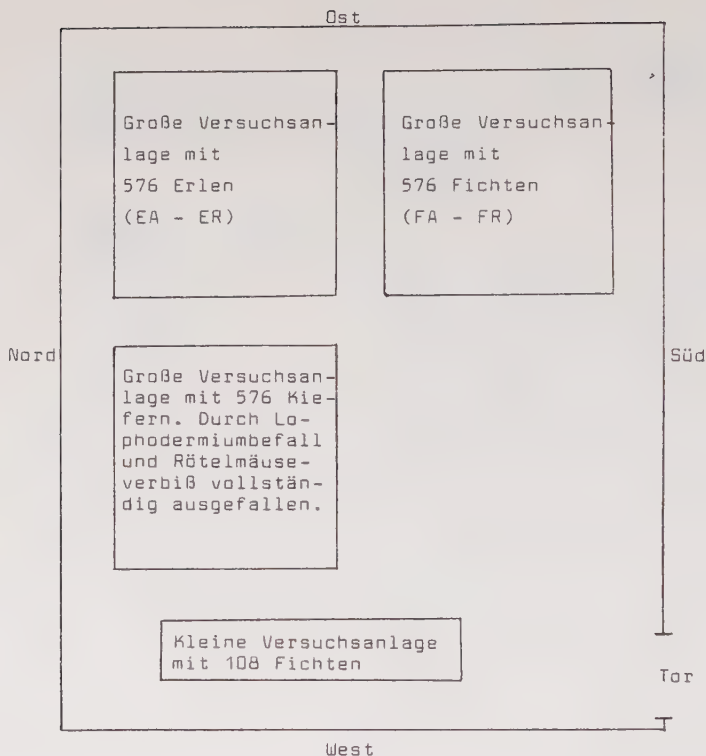


Abb. 25a: Gesamtplan der Versuchsanlage im Forstenrieder Park bei München.

4.2. Material und Methoden

Zur Durchführung von Freilandtopfversuchen stand im Forstenrieder Park (direkt an der südlichen Stadtgrenze Münchens) eine geeignete Fläche zur Verfügung. Dieses Versuchsareal wurde freundlicherweise vom Forstamt München, Revier Unterdill, bereitgestellt. Es handelt sich um eine Fläche von etwa 0,2 ha und sie liegt 550 m über NN mit ca. 880 mm Jahresniederschlägen $7,2^{\circ}\text{C}$ Jahresdurchschnittstemperatur. Abbildung 25a zeigt den Gesamtplan der Versuchsanlage. Die zur Verfügung stehende Fläche ist Teil einer größeren Lichtung, die von allen Seiten von einem etwa 80-jährigen Fichtenbestand umgeben ist, so daß die direkte Sonneneinstrahlung im Sommer 10 und im Winter 5 - 6 Stunden beträgt. Auf diesem Areal wurde sowohl die kleine als auch die große Versuchsanlage angelegt. Ein vorhandener Wasseranschluß erleichterte das im Sommer notwendige Gießen.

Da die Inokulation wie die Herbizidbehandlung für jede Pflanze einzeln zu erfolgen hatte, fanden Tontöpfe mit einem Durchmesser von 20 cm Verwendung. Nach Aufschütten einer ca. 10 cm starken Topfschicht konnten die bepflanzten Töpfe entsprechend der später beschriebenen Anordnung (Abb. 26 Seite 130 und Abb. 27 Seite 137) aufgestellt werden. Anschließen- des Verfüllen mit Torf bis etwa 3/4 der Topfhöhe sollte in Trockenperioden ausreichenden Verdunstungsschutz gewährleisten und gleichzeitig bei Frostwetterlagen das Zerspringen der Tontöpfe verhindern.

Da jede Versuchspflanze in ihrem Topf als Versuchseinheit zu betrachten war, mußte der Auswahl eines geeigneten Pflanzsubstrats besonderes Augenmerk gelten. Es sollte einerseits einheitlich und reproduzierbar sein, andererseits möglichst den pH- und Sorptionsverhältnissen natürlicher Fichten- und Erlenstandorte entsprechen. Weitgehend erfüllte diese Anforderungen ein Mischsubstrat aus Walderde (pH 7,5), Sauer- torf (pH 4,5) und Flußsand (pH 7,0, Körnung 0 - 3) im Ver- hältnis 3:3:4. Der pH-Wert des Substrats betrug, je nach Ho- mogenität der Mischung 5,9 bis 6,5 und lag damit im optimalen Bereich für Nadelhölzer. Vom Institut für Bodenkunde und Standortlehre wurde die Messung der Austauschkapazität und die Bestimmung des Gehalts an einigen Makro- und Mikronährelemen- ten im Pflanzsubstrat durchgeführt. Seine Austauschkapazität betrug 19 mval/100 g lufttrockenes Substrat. Der Nährelement- gehalt stellte sich folgendermaßen dar:

N	mg/g	3.79	Mn	g/g	680,5
P	"	0.587	Cu	g/g	18,0
K	"	4,96	Zn	g/g	82,5
Ca	"	112.88	Fe	mg/g	12,79
Mg		25.75			
Makronährelemente			Mikronährelemente		

Die Werte beziehen sich jeweils auf Milli- bzw. Mikrogramm je Gramm Trockensubstanz.

Der Gehalt an Kohlenstoff betrug 64 mg/g Trockensubstanz Boden.

Die Versuchspflanzen unterlagen mit Ausnahme der Faktoren Boden, Nährstoffversorgung und - mit Einschränkung - Wasserversorgung den am Standort herrschenden Bedingungen. In längeren Trockenperioden der Sommer 1979 bis 1983 mußte zusätzlich bewässert werden, wobei das zusätzliche Wasserangebot allerdings gegenüber den Gesamtniederschlägen während der Vegetationsperioden nicht ins Gewicht fällt.

Das Fichten- und Erlenpflanzgut wurde von der Firma Renz Nachf. GmbH & Co. KG in 7270 Nagold-Emmingen und 8061 Unterweilbach/Dachau bezogen und war nach Angabe der Baumschule bis dahin mit keinerlei Bioziden behandelt worden. Beim Eintopfen erwies sich ein Wurzelschnitt als erforderlich. Im Januar 1979 erfolgte ein heftiger Verbiß durch Rötelmäuse, der mit dem Abbiß ganzer Bäumchen, Triebe und zum großen Teil der End- und Seitenknospen verbunden war. Die Bekämpfung erfolgte mit Fallen. Durch diesen Verbißschaden mußte die große Versuchsanlage mit Kiefer aufgegeben werden.

Im März desselben Jahres verursachte intensiver Naßschneefall mit dadurch verbundenem Schneebruch eine weitere Dezimierung des zur Verfügung stehenden Versuchsmaterials. Starker Taphrinabefall an den Erlen wurde durch Behandlung mit Maneb (0,9 % = 8,75 g/Liter) in Grenzen gehalten. Mehrmaliges Eintopfen von Ersatzpflanzen war erforderlich. Die Zweitpflanzung von *Pinus sylvestris* L. wurde im Sommer und Herbst 1979 ein Opfer von *Lophodermium*, so daß die Inokulationsversuche schließlich auf die Fichten- und Erlenanlage beschränkt werden mußten. Im Sommer 1979 war zudem eine Düngung mit Fetrilon (0.1 g/Topf) und Kalisalpeter (10 g/Topf) notwendig geworden, da ein Großteil der Fichten starke Chlorosen zeigte. Alle Maßnahmen wie Düngung und Fungizidbe-

handlung erfolgten gleichmäßig bei allen Versuchspflanzen, so daß für alle Pflanzen dieselben zusätzlichen künstlichen Bedingungen gewährleistet waren. Aufgrund der Düngung war bei den Fichten ein Rückgang der Chlorose festzustellen.

4.2.1 Die kleine Versuchsanlage

Parallel zu den unter 3.1. beschriebenen Inokulationsversuchen an Topfpflanzen im Gewächshaus wurden im Herbst 1979 auf der Versuchsfläche in einer kleinen Anlage eingetopfte Fichten einer Herbizidbehandlung mit nachfolgender Inokulation mit *Armillaria mellea* unterzogen. Mit diesem Pilotversuch sollten einesteils gängige, in der Literatur beschriebene Inokulationsmethoden auf ihre Brauchbarkeit hin untersucht werden, anderenteils Erfahrungen hinsichtlich Herbizidbehandlung, Auswertungskriterien und Ermittlung des Infektionserfolges für den beabsichtigten Hauptversuch gewonnen werden.

4.2.1.1. Pflanzgut und Herbizidbehandlung

Im Herbst 1978 wurden 108 Fichten (3-jährig, 2+1) wie beschrieben eingetopft. Der Plan und das Inokulationsschema ist auf Seite 130 wiedergegeben. Die Versuchsanlage umfaßte drei quadratische Parzellen mit je 36 eingetopften Pflanzen, die nach dem auf Seite 130 dargestellten Schema aufgestellt wurden. Folgende Behandlungen wurden geprüft:

- Kontrolle (unbehandelt)
- Inokulation mit Hallimasch ohne Vorbehandlung (Stamm 9)
- Inokulation mit Hallimasch (Stamm 9) nach Vorbehandlung mit Glyphosate, Normaldosis
- Inokulation mit Hallimasch (Stamm 9) nach Vorbehandlung mit Glyphosate, doppelte Dosis

Abb. 26: Plan und Inokulationschema der kleinen Versuchsanlage

Verwendetes Pflanzmaterial: 3-jährige Fichten in Tüpfen mit 20 cm Durchmesser
Herbizidbehandlung: 3.10.79 (sonniges Herbstwetter und Windstille)
Inokulation : 4.10.79 (sonniges Herbstwetter und Windstille)

4/2	4	4/2	4	4/2	4	3/2	3	3/2	3	3/2	3	1/2	1
4	4/2	4	4/2	4	1/2	3	3/2	3	3/2	3	3/2	1/2	1/2
4/2	4	4/2	4	4/2	4	3/2	3	3/2	3	3/2	3	1/2	1
4	4/2	4	4/2	4	4/2	3	3/2	3	3/2	3	3/2	1/2	1
4/2	4	4/2	4	4/2	4	3/2	3	3/2	3	3/2	3	1/2	1
4	4/2	4	4/2	4	4/2	3	3/2	3	3/2	3	3/2	1/2	1

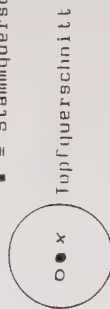
doppelte Dosis
(Glyphosate 2 x)

einfache Dosis
(Glyphosate 1 x)

- Legende: 1 = unbehandelt, ohne Herbizid
2 = mit Armillaria inokuliert
3 = mit einfacher Dosis Glyphosate (1 x)
4 = mit doppelter Dosis Glyphosate (2 x)

Kontrollpflanzen
(ohne Glyphosate)

Methoden: x = Rhizomorphenmethode
o = Tapetermethode
■ = Stammquerschnitt



Topfquerschnitt

Glyphosate-Behandlungen:

einfache Dosis: 3 l/ha in 400 l/ha

doppelte Dosis: 6 l/ha in 400 l/ha

- Behandlung mit Glyphosate, Normaldosis, ohne Hallimasch
- Behandlung mit Glyphosate, doppelte Dosis, ohne Hallimasch

Die Applikation des Arborizids Glyphosate erfolgte einzeltopfweise durch Blattsprühungen mit einer Spritzflasche, wie sie üblicherweise im Haushalt zur Blumenpflege verwendet wird. Die benötigten Herbizidmengen wurden mit 300 ml Wasser der einzelnen Versuchspflanze aufgesprüht.

Es fanden Verwendung:

- normale Dosis: 3 l/ha
- doppelte Dosis: 6 l/ha

Die Normaldosis entspricht jeweils der vom Hersteller für normale Bodenverhältnisse empfohlenen.

4.2.1.2. Inokulations-Methoden

Bei der Infektion der 108 Versuchspflanzen kamen die Rhizomorphemethode (siehe Seite 110) und ein uneffektiver Vorläufer der Röhrchenmethode, die sogen. "Tapete", zur Anwendung. Mit "Tapete" wurde ein flächiges Medium aus Sägespänen und Malzagar bezeichnet. Die Rhizomorphenknäuel und etwa 2 cm² große Stücke der "Tapete" wurden 5 - 7 cm unterhalb der Substratoberfläche im zentralen Wurzelbereich der Versuchspflanzen gegenüber einander gegenüberliegend in vorgebohrten Löchern ausgebracht. Herbizidbehandlung und Inokulation erfolgten im Herbst 1979.

4.2.1.3. Aufnahmekriterien und Auswertung

Die Auswertung erfolgte zu drei Zeitpunkten wie folgt:

- Herbst 1979 unmittelbar nach Herbizid-Applikation und Inokulation

- Herbst 1980
- Herbst 1982 (Endbonitur)

und auf zwei Ebenen wie folgt:

- Beschreibung des Habitus und allgemeinen Zustandes
- Prüfung des Infektionserfolges durch Wurzeluntersuchungen

Folgende Kriterien fanden bei der Beschreibung des Habitus Verwendung:

- Höhe
- Stammdurchmesser an der Substratoberfläche
- Nadelfarbe nach Munsell
- Zahl der Nadeljahrgänge
- Nadellänge
- Ausbildung der Knospen
- Ausbildung der Jungtriebe

Die genauere Analyse der gewonnenen Werte dieser Kriterien ließen es ratsam erscheinen, die Kenngrößen Nadelfarbe, Zahl der Nadeljahrgänge, Nadellänge und Jungtriebausbildung zu einem Merkmal zusammenzufassen und in vier Boniturstufen zu beschreiben (siehe Seite 133). Die Prüfung des Infektionserfolges geschah durch Wurzeluntersuchungen. Dabei traten erhebliche Schwierigkeiten zutage, die einerseits in der feinen Struktur der Wurzeln wie auch der Rhizomorphen und der damit zusammenhängenden Verwechslungsgefahr, andererseits in der Konsistenz des abgeschlossenen Systems Topfpflanze/Substrat begründet sind. In den Tontöpfen sind Substrat und Wurzelballen sehr stark verklebt, und auch eine pflegliche Präpariertechnik wie das Ausspülen mittels leichtem Wasserstrahl kann nicht verhindern, daß Verbindungen zwischen Feinwurzeln und Rhizomorphen leicht zerstört werden.

Auswertung der kleinen Versuchsanlage: Allgemeinzustand

Pflanzmaterial : 108 Fichten, 3-jährig

Pflanzzeitpunkt: Oktober/November 1978

Herbizidbehandlung und Inokulation (Stamm 9 - "Armillaria bulbosa") im Oktober 1979

Bonituren : 1 = Herbst 1979

2 = Herbst 1980

3 = Herbst 1982 (Endbonitur)

Boniturstufen: I = Nadelfarbe dunkelgrün, mindestens drei Nadeljahrgänge, zahlreiche Jungtriebe

II = Nadelfarbe hellgrün, leicht chlorotisch, beginnende Nadelverluste (max. 3 Jahrgänge), Jungtriebe schwach entwickelt u. in geringer Anzahl, Nadelverkürzungen

III = Nadelfarbe gelblich grün bis gelb, obere Benadelung fehlt, etwa halb benadelt (max. 2 Nadeljahrgänge), vereinzelt verkrüppelte Jungtriebe, extrem kurze Nadeln

IV = sehr krank, nur wenige noch lebende Nadeln

Behandlung der je 18 Individuen (Abb. 26 s. 130)		Boniturstufen in den Jahren 1979, 1980 u. 1982											
		I			II			III			IV		
		79	80	82	79	80	82	79	80	82	79	80	82
1	absolut	15	16	14	2	2	3	1	0	1	0	0	0
	%	83	89	78	11	11	16	6	0	6	0	0	0
2		16	14	14	2	3	2	0	1	2	0	0	0
		89	78	78	11	16	11	0	5	11	0	0	0
3		15	15	16	2	2	1	1	1	1	0	0	0
		83	83	88	11	11	6	6	6	6	0	0	0
4		17	8	13	1	5	2	0	2	2	0	3	1
		94	44	72	6	28	11	0	11	11	0	17	6
3/2		16	12	12	2	4	5	0	2	1	0	0	0
		89	67	67	11	22	27	0	11	6	0	0	0
4/2		17	7	10	1	6	5	0	4	1	0	1	2
		94	39	56	6	33	27	0	22	6	0	6	11

4.2.1.4. Ergebnisse der kleinen Versuchsanlage

Die Ergebnisse der Anfangs-, Zwischen- und Endbonitur sind auf Seite 133 wiedergegeben. Erste Auswertungen im Mai 1980 Nadelverfärbungen und -verkürzungen bei doppelter Roundup-Konzentration und in verstärkter Weise bei doppelter Roundup-Konzentration und Armillaria. Eine weitere Zwischenbonitur im Herbst 1980 zeigte einen Rückgang der Aufhellung der Nadeln bei gleichzeitig verstärkter Ausprägung der Kurzadeligkeit und Triebreduzierung sowie steigenden Nadelverlusten an den Vorjahrestrieben. Die Ergebnisse hinsichtlich der Habitusbeschreibung lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- es können keine Unterschiede zwischen Kontrollpflanzen und mit Hallimasch infizierten Pflanzen ohne Herbizidbehandlung festgestellt werden
- eine Behandlung mit Glyphosate mit einfacher Dosis am Ende der Vegetationsperiode zeigt im Vergleich zu den Kontrollpflanzen keinerlei Wirkung
- die Behandlung mit der doppelten Roundup-Menge zeigte nach einem Jahr eine wohl herbizidbedingte Verschlechterung des durch Benadelungsmerkmale bestimmten Allgemeinzustandes. Zum Zeitpunkt der Endauswertung war diese Verschlechterung zum großen Teil wieder aufgehoben, und nur ein geringer Prozentsatz der Versuchspflanzen konnte sich nicht erholen
- Behandlung mit einfacher Herbizid-Konzentration und nachfolgender Inokulation mit Hallimasch führte zu einer vorübergehenden Habitusveränderung, die bei der Schlußbonitur aber fast vollkommen wieder zurückgegangen war. Insgesamt ergab sich nur eine Verschiebung von der Boniturstufe I in II. Dies läßt den Schluß zu, daß es sich lediglich um Herbizideffekte gehandelt hat

- die Behandlung schließlich mit doppelter Roundup-Konzentration und nachfolgender Inokulation mit Armillaria zeigt ein ähnliches Erscheinungsbild wie dieselbe Herbizidbehandlung ohne Inokulation mit dem Hallimasch. Allerdings ist die Quote der Versuchspflanzen mit Erholungstendenz geringer, was in einzelnen Fällen auf eine wie auch immer geartete Beteiligung des Hallimasch an diesem Geschehen schließen läßt. Jedoch ist die Anzahl der Pflanzen in der Boniturstufe IV zu gering, um gesicherte Aussagen über eine Rolle des Hallimasch in diesem Experiment machen zu können
- die auftretenden Effekte in den entsprechenden Behandlungen sind herbizidbedingt und verschwinden nach einer gewissen Zeit wieder.

Die bei der Zwischen- und Endbonitierung stichprobenartig vorgenommene Suche nach Infektionsstellen im Wurzelsystem blieb ohne Erfolg. Es konnte in nur sechs Fällen ein Rhizomorphenwachstum im Topf festgestellt werden, in einem einzigen Fall bei Behandlung mit Roundup in doppelter Konzentration eine Anheftung beobachtet werden und in keinem einzigen Versuchsanatz die Bildung von Mycel unter der Rinde ausgemacht werden. Daraufhin wurden die Versuchspflanzen nach Symptomen untersucht, die laut Literatur einen Befall durch Hallimasch signalisieren sollten. Die Zusammenfassung auf Seite 140 zeigt die in der Literatur beschriebenen Methoden zur Bonitur aufgrund spezifischer Befallsymptome. Aber auch von diesen Methoden führte keine zum Erfolg. Der Versuch, von den zwei bis drei Jahre alten und inzwischen nahezu vollständig zersetzten Inokula Reisolierungen vorzunehmen, schlug ebenfalls fehl.

4.3. Die große Versuchsanlage

4.3.1. Die große Versuchsanlage mit Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.)

In diesem groß angelegten Freilandversuch sollte geprüft werden, welchen Einfluß eine Prädisponierung der Wirtspflanze durch eine Behandlung mit Herbiziden in verschiedenen Konzentrationen auf die Befallsquote durch den Hallimasch hat.

4.3.1.1. Pflanzgut und Herbizidbehandlung

Im Herbst 1978 wurden für die Fichtenanlage 600 *Picea abies* (3-jährig, 2+1) eingetopft. Der Plan und das Behandlungsschema ist in Abb. 27 (Seite 137) dargestellt. Die Versuchsanlage umfaßte 16 quadratische Parzellen zu je 36 eingetopften Pflanzen, also insgesamt 576 Individuen, die nach dem auf Seite 137 abgebildeten Schema placiert wurden. Das Versuchskonzept basierte auf 7 Behandlungen und 1 Kontrolle jeweils à 36 Individuen in zwei Wiederholungen, so daß die gesamte Versuchsanlage für die Wirtsart Fichte $8 \times 36 \times 2 = 576$ Individuen enthielt. Da die Versuchspflanzen in Töpfen gehalten wurden und so jede für sich eine Versuchseinheit darstellte, wäre auch eine Betrachtungsweise möglich, die, basierend auf 7 Behandlungen und 1 Kontrolle, von 72 Wiederholungen ausgeht ($(7+1) \times 72 = 576$).

Im einzelnen bestand der Versuchsaufbau aus folgenden Behandlungen:

- Kontrolle (unbehandelt - 1)
- Inokulation mit *Armillaria bulbosa* (Stamm 14, Spitzahorn, Haselnuß, Oberrheintal) ohne Vorbehandlung mit Herbiziden (2)
- Inokulation mit *Armillaria* (wie 2) nach Vorbehandlung mit Glyphosate, Normaldosis (2/3)
- Inokulation mit *Armillaria* (wie 2) nach Vorbehandlung mit Glyphosate, doppelte Dosis (2/4)

Abb. 27: Behandlungsschema der großen Versuchsanlage Erle (E) und Fichte (F), aufgeteilt in jeweils 16 Planquadrate (A - R), je Quadrat 36 Versuchspflanzen.

E A 4	E B 4	E C 2/4	E D 2/4
E E 3	E F 3	E G 2/3	E H 2/3
E J 5	E K 5	E L 2/5	E M 2/5
E N 2	E O 1	E P 2/6	E R 1/6

Versuchsanlage Erle (E)

F A 2/4	F B 2/4	F C 4	F D 4
F E 2/3	F F 2/3	F G 3	F H 3
F J 2/5	F K 2/5	F L 5	F M 5
F N 2	F O 2	F P 1	F R 1

Versuchsanlage Fichte (F)

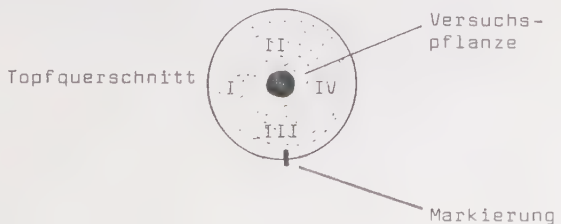
Behandlungen und Dosierungen

- 1 = unbehandelt (Kontrolle)
- 2 = Hallimasch
- 3 = Roundup normal (3 l/ha)
- 4 = Roundup doppelt (6 l/ha)
- 5 = 2,4,5-T normal (3 l/ha)
- 6 = an der Stammbasis abgeschnitten bzw. geringelt

Herbizid- und mechanische Behandlung: 24.6.1980 bei Sommerwetter, nach 4 Stunden heftiges Gewitter

Inokulation : 11. - 14.8. 1980; warmes, regnerisch. Wetter

- Inokulationsarten:
- I = Rührchenmethode
 - II = Klötzchenmethode
 - III = Stubbenmethode
 - IV = Rhizomorphenmethode



- Behandlung mit Glyphosate, Normaldosis, ohne Inokulation (3)
- Behandlung mit Glyphosate, doppelte Dosis, ohne Inokulation (4)
- Behandlung mit 2,4,5-T (Tormona 80), Normaldosis ohne Inokulation (5)
- Inokulation mit Armillaria (wie 2) nach Vorbehandlung mit 2,4,5-T (Tormona 80), Normaldosis

Die Ausbringung der Herbizide erfolgte parzellenweise (36 Töpfe) durch Blattapplikation mittels einer Blumenspritze. Die für eine Parzelle benötigten Herbizidmengen wurden mit 5 Liter Wasser den einzelnen Versuchsblöcken aufgesprüht.

Folgende Dosierungen kamen zur Anwendung:

- | | |
|--------------------------|------------|
| - normale Dosis: 3 l/ha | Glyphosate |
| - doppelte Dosis: 6 l/ha | Glyphosate |
| - normale Dosis: 3 l/ha | 2,4,5-T |

Die Normaldosis entspricht jeweils der vom Hersteller für normale Bodenverhältnisse empfohlene Aufwandmenge.

4.3.1.2. Inokulationsmethoden

Die Inokulation der Versuchspflanzen erfolgte mit dem Stamm 14 (*Armillaria bulbosa*, Haselnuß, Oberrheintal) gleichzeitig mit vier verschiedenen Methoden bei jeder der dafür vorgesehenen Topfpflanzen. Bei den unter 3.2. (S. 108 - 110) beschriebenen Methoden handelte es sich um die

- neu entwickelte Röhrchenmethode
- Klötzchenmethode
- Stubbenmethode
- Rhizomorphenmethode

Herbizidbehandlung und Inokulation fand im Sommer 1980 statt.

4.3.1.3. Aufnahmekriterien und Auswertung

Die Auswertung der Versuchsanlage Fichte basierte auf denselben Kriterien wie sie schon für die kleinere Versuchsanlage beschrieben wurden (S. 132). Neben den fünf Boniturzeitpunkten

- Herbst 1979 (Erstbonitur)
- Sommer 1980 (Zwischenbonituren)
- Sommer 1981
- Herbst 1982 (Endbonitur)
- Sommer 1984 (Tot/Lebendig-Bonitur der Restpflanzen)

und den zwei Bonitierungebenen

- Beschreibung des Habitus und des Allgemeinzustandes
- Prüfung des Infektionserfolges durch Wurzeluntersuchungen

kamen dieselben Charakterisierungsmerkmale wie bei der Auswertung der kleinen Versuchsanlage (S. 132 und 133) zur Anwendung. Auch die Prüfung des Infektionserfolges war mit denselben Schwierigkeiten verbunden. Aus diesem Grund wurde sehr viel Zeit und Mühe auf die Entwicklung und den Test einer Auswerttechnik verwendet. Aus bereits erläuterten Gründen (S. 132) sollte diese Methode zur Prüfung des Infektionserfolgs nicht unbedingt auf den Wurzelbereich fixiert sein und auch physiologische Parameter berücksichtigen. In der Literatur finden sich dafür einige Hinweise, von denen die bedeutendsten in der Übersicht auf der folgenden Seite zusammengefaßt sind. Aber keine dieser Methoden erwies sich als tauglich für den beabsichtigten Zweck. Zum einen waren sie für die große Anzahl der zu untersuchenden Pflanzen viel zu aufwendig, zum anderen ergaben die zum Beispiel bei der Kapillarmikrokryoskopie und mit dem Shigometer gewonnenen physiologischen Werte schon

innerhalb derselben Behandlung eine zu große Streuung bei den gemessenen Kenngrößen. Die Methode der Bestimmung des Pilzbefalls durch Farbänderungen von Indikatoren erwies sich als ungeeignet, da Farbänderungen auch bei nicht infizierten Versuchspflanzen auftraten. Aus diesem Grund mußte doch auf eine genaue Bonitur des Wurzelsystems zurückgegriffen werden. Sie erfolgte im Labor mittels eines feinen Wasserstrahls und einer minutiösen Präparation der Feinzurzeln und der ehemals eingebrachten Inokula. Diese Technik hatte auch den Vorteil, daß Aussagen über die unterschiedliche Effizienz der einzelnen Inokulationsmethoden gemacht werden konnten.

In der Literatur beschriebene Befallssymptome, die zur Bonitur von Infektionsversuchen mit *Armillaria mellea* Verwendung finden könnten:

1. Kapillarmikrokryoskopie

(Walter, Kreeb 1970)

Bestimmung der Hydratur des lebenden Protoplasten, d.h. Bestimmung des osmotischen Wertes der Vakuolenflüssigkeit, da er im Tagesverlauf der ausgeglichenste Wert ist gegenüber äußeren Einflüssen (noch kaum Erfahrungswerte mit Nadeln).

1. Bestimmung der Monoterpene in gesunden und von *Armillaria* befallenen Bäumen

(Madziara-Borusiewicz 1977)

Die Methode beruht auf einem Vergleich des Vorkommens und der chemischen Zusammensetzung der Monoterpene, die aus den Fichtennadeln von gesunden und vom Hallimasch befallenen Fichten gewonnen werden. Dabei wird auch ein Vergleich zwischen den auftretenden Komponenten dieser Verbindungen durchgeführt. Es wurde festgestellt, daß im Vergleich zu gesunden Bäumen der Hallimasch in der Anfangsphase des Angriffs eine größere Produktion Monoterpene und während der Krankheit wichtige Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung dieser Verbindungen verursacht. Bei den Monoterpenen handelt es sich hauptsächlich um alpha-Pinen, Camphen, beta-Phellandren und Limonen.

2. Untersuchung der Leitfähigkeit von befallenen Geweben mit dem Shigometer

(Shigo)

Es muß erst untersucht werden, inwieweit im Kambium und in der Rinde von jungen Fichten durch das Shigometer etwaige Änderungen der Leitfähigkeit festgestellt werden können und ob sich Unterschiede zwischen unbehandelten, mit Herbizid behandelten und mit *Armillaria* inokulierten Pflanzen ergeben.

3. Farbindikatoren zur Bestimmung von Pilzbefall im Holz.

(Peck, Willeitner,
Harm) 1980

Die Reaktion ist sehr empfindlich und zeigt einen Befall bereits vor dem Auftreten deutlicher Zerstörungen an.

Mit den Farbindikatoren Bromphenolblau (pH 3,6 - 4,6) und Bromkresolgrün (pH 3,8 - 5,4), die in den angegebenen pH-Bereichen einen Farbumschlag nach gelb aufweisen, kann eine durch einen Pilzbefall bedingte Änderung der Aktivität des Splintholzes nachgewiesen werden. Die Methode erwies sich als geeignet für viele Braunjähre- und Weißfäulepilze. Die holzverfärbenden Pilze beeinträchtigen die Reaktion nicht, extrem saure Holzarten aber wie Douglasie zeigen einen Farbumschlag aber auch ohne vorherigen Befall.

4.3.1.4. Ergebnisse der großen Versuchsanlage Fichte

Die Ergebnisse dieses Freilandinokulationsexperiments sind auf den nachfolgenden Seiten (142 bis 144) dargestellt. Schon etwa einen Monat nach Ausbringung des Herbizids zeigte ein beträchtlicher Teil des Pflanzguts Schäden wie Chlorosen und Nadelbräunung. Diese rein herbizidbedingten Effekte, die in wesentlich stärkerem Umfang zutage traten als in der kleinen Versuchsanlage, sind vermutlich auf die Tatsache zurückzuführen, daß es vier Stunden nach der Applikation der Herbizide zu einem starken Gewitter mit wolkenbruchartigen Regenfällen gekommen war, wobei das blattapplizierte Herbizid mit großer Wahrscheinlichkeit in das Pflanzsubstrat im Topf eingewaschen worden war. Da im Tontopf eine Auswaschung und damit eine Verdünnung des Herbizids über einen längeren Zeitraum nicht möglich war, von Glyphosate und auch von 2,4,5-T aber aus der Literatur bekannt ist, daß beide zu Wurzelschädigungen führen können (AYLING 1978, 1979; COUPLAND 1979; GRESSHOFF 1979), ist anzunehmen, daß die schon nach so kurzer Zeit sichtbaren Schädigungen auf diese Weise entstanden sein könnten.

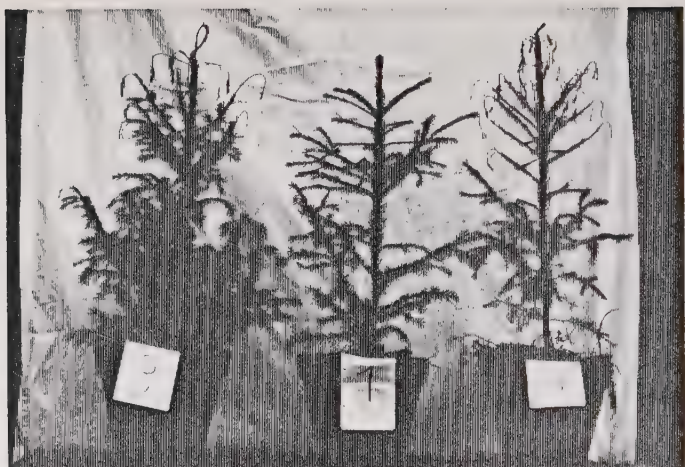


Abb. 27b: 4-jährige Fichten zwei Jahre nach Herbizid-
behandlung und Inokulation (1=Kontrolle,
3=Glyphosate in einf.Dosis, 4=2,4,5-T in
einf.Dosis)



Abb. 27a: Große Fichtenanlage ein Jahr nach Herbizid-
behandlung und Inokulation
(1.Reihe: Kontrollpflanzen, 2. 2,4,5-T,
3. Glyphosate einf. Dosis und 4. Glyphosate
dopp. Dosis)



Abb. 27c: Große Fichtenanlage 2 1/2 Jahre nach Herbizid-
behandlung und Inokulation (links 2,4,5-T,
rechts Kontrollpflanzen unbehandelt)



Abb. 27d: Große Fichtenanlage 2 1/2 Jahre nach Herbizid-
behandlung und Inokulation (links Glyphosate
dopp. Dosis, rechts Glyphosate einf. Dosis)

Auswertung der großen Versuchsanlage FICHTE: Allgemeinzustand

Pflanzmaterial: 576 Fichten 3-jährig
Pflanzzeitpunkt: Oktober/November 1978
Herbizidbehandlung: 24.06.1980, Sommerwetter, nach 4 Stunden
heftiges Gewitter

Inokulation: 11.08. - 14.08.1980 warm, teils regnerisch

Bonituren:

- 1 = Herbst 1979
- 2 = Sommer 1980
- 3 = Sommer 1981
- 4 = Herbst 1982 (Endbonitur)
- 5 = Tot/Lebendig-Bonitur der Restpflanzen
im Sommer 1984

Boniturstufen I bis IV siehe Auswertung der kleinen Versuchsanlage (S. 132).

Die Infektion erfolgte mit dem Stamm 14 "Armillaria bulbosa" (Spitzahorn, Oberrheintal).

A l l g e m e i n z u s t a n d

Behandlung der je 72 Individuen	Boniturstufen in den Jahren 1979, 80, 81 und 82																Tote Pflanzen 1984 (36 Rest- pflanzen)
	I				II				III				IV				
	79	80	81	82	79	80	81	82	79	80	81	82	79	80	81	82	
Kontrolle Individuenzahl - " - %	61 35	68 95	63 88	62 86	6 8	3 4	6 8	10 14	5 7	1 1	3 4	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Armillaria	70 97	65 90	61 84	59 82	2 3	4 6	4 6	6 8	0 0	3 4	4 6	4 6	0 0	0 0	3 4	3 4	0 0
Glyphosate 1x	72 100	48 67	52 72	47 64	0 0	8 11	12 17	9 13	0 0	14 19	7 10	3 4	0 0	2 3	1 1	14 19	9 25
Glyphosate 2x	70 97	4 6	0 0	0 0	2 3	39 54	14 19	2 3	0 0	24 33	33 46	15 21	0 0	5 7	25 35	55 76	32 89
2,4,5-T 1x	66 92	49 68	36 50	32 44	6 8	12 17	20 28	23 32	0 0	11 15	12 17	8 11	0 0	0 0	4 6	9 13	7 19
Glyphosate 1x + Armillaria	69 96	43 60	30 41	0 0	3 4	14 19	21 20	0 0	0 0	11 15	12 17	24 33	0 0	4 6	9 13	48 67	24 67
Glyphosate 2x + Armillaria	70 97	11 15	0 0	0 0	2 3	28 39	14 13	0 0	0 0	29 40	19 26	4 6	0 0	4 6	39 55	68 94	34 94
2,4,5-T 1x + Armillaria	72 100	39 55	7 10	0 0	0 0	22 30	18 25	14 19	0 0	8 11	14 19	18 25	0 0	3 4	33 46	40 56	29 81

Auswertung der großen Versuchsanlage FICHTE: Infektionen

Boniturstadien	Behandlungen			
	Kontrolle A.mellea	2,4,5-T A.mellea	Glyphosate 1 x A.mellea	Glyphosate 2 x A.mellea
Rhizomorphen im Topf (%)	31	87.5	83	71
Anheftung von mindestens				
1 Rhizomorphen %	6	69	48	42
2 Rhizomorphen %	3	54	42	34
3 " und mehr %	0	48	20	28
Myzel unter der Rinde %	6	31	24	11
Herkunft der Rhizomorphen				
Röhrenchen %	50 *	73	24	42
Stubben %	50 *	27	76	58
Rhizomorphen %	0	0	0	0
Klötzchen %	0	0	0	0
Gesamtzustand bei der Schluß-				
bonitur im Herbst 1982				
Stufe I %	86	0	0	0
II %	14	19	0	0
III %	0	25	33	6
IV %	0	51	57	12
tot %	0	5	10	82
Prozentsatz der toten Indivi-				
duen im Sommer 1984	0	81	67	94

* = geschätzte Werte

Die Ergebnisse der großen Versuchsanlage Fichte lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

- die Behandlung mit Glyphosate in Normalkonzentration ohne nachfolgende Inokulation mit Armillaria zeigt gegenüber der Kontrolle bereits eine deutliche Verschlechterung des äußeren Erscheinungsbildes, die dann im Verlauf der Jahre konstant bleibt und am Ende des Experiments zu einem Ausfall von etwa einem Viertel des Ausgangsmaterials geführt hat
- dieser Sachverhalt ist bei der Behandlung mit Roundup in der doppelten Konzentration sehr viel stärker ausgeprägt, die Verschlechterung schreitet über den ganzen Versuchszeitraum hin kontinuierlich fort und hat bei Versuchsende den Ausfall von fast 90 % der ursprünglichen Versuchspflanzen zur Folge
- bei der Behandlung mit 2,4,5-T in einfacher Dosis liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei Roundup in einfacher Konzentration mit dem Unterschied, daß die 2,4,5-T geschädigten Pflanzen sich besser regenerieren können, ein größerer Anteil bei Versuchsende in ihrem äußeren Erscheinungsbild der Boniturstufe II zuzuordnen ist und nur knapp 20 % der Pflanzen ausgefallen ist
- die Inokulation mit Armillaria ohne Vorbehandlung mit Herbiziden zeigt keinen Unterschied zur Kontrolle, keine Versuchspflanze ist bei Versuchsende völlig abgestorben und nur 3 % aller Individuen sind in der Boniturstufe IV einzuordnen
- die Behandlung mit Glyphosate in einfacher Konzentration und gleichzeitiger Inokulation mit Armillaria hat den Ausfall von 67 % der Versuchspflanzen gegenüber nur 25 % ohne Inokulation mit dem Hallimasch zur Folge. Dieser verstärkte Ausfall geht zur Lasten von Armillaria bulbosa
- die doppelte Konzentration von Roundup mit nachfolgender Inokulation erlaubt diese Aussage nicht, da ohne Beteiligung

des Hallimasch eine ähnlich hohe Ausfallquote zu verzeichnen war. Selbst wenn der Hallimasch an diesem Geschehen beteiligt gewesen sein sollte, so kann sein Mitwirken nicht von dem Herbizideffekt getrennt betrachtet werden.

- am deutlichsten sichtbar wird die Rolle von Armillaria im Falle der Behandlung mit der einfachen Konzentration von 2,4,5-T und nachfolgender Inokulation. Hat sich ohne Hallimasch ein großer Teil der Individuen wieder erholt, so führt die Inokulation mit dem Pathogen zu einem Ausfall von 81 % der Versuchspflanzen gegenüber knapp 20 % vorher. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Befunden der Wurzelinventur.

Hinsichtlich der Prüfung des Infektionserfolgs lassen sich folgende Erkenntnisse ableiten:

- es ist ein deutlicher Zusammenhang zwischen Herbizidbehandlung und Armillaria-Entwicklung festzustellen, sowohl was die Bildung von Rhizomorphen als auch die Anheftung (schwelende Infektion) von Rhizomorphen an einer oder mehreren Wurzeln anbelangt. Dabei ist die Bildung und Anheftung von Rhizomorphen nach einer Vorbehandlung mit 2,4,5-T in einfacher Dosis am intensivsten, gefolgt von der Vorbehandlung mit Glyphosate in einfacher Konzentration und schließlich in doppelter Konzentration. Bei letzterer Behandlung ist nicht auszuschließen, daß nach einem sehr raschen, herbizidbedingten Absterben der Versuchspflanzen der Hallimasch nur als reiner Saprophyt tätig werden mußte.
- zu einer echten Infektion, nachgewiesen durch Mycelbildung unter der Rinde, kommt es seltener, wenn auch nach Herbizidbehandlungen zu einem höheren Prozentsatz als bei den Kontrollpflanzen. Auch hier gilt die Reihenfolge 2,4,5-T einfach, Roundup einfach und Roundup doppelt.
- bei Kontrollen, 2,4,5-T und Roundup Behandlung in einfacher und doppelter Konzentration stammen die infizierenden Rhi-

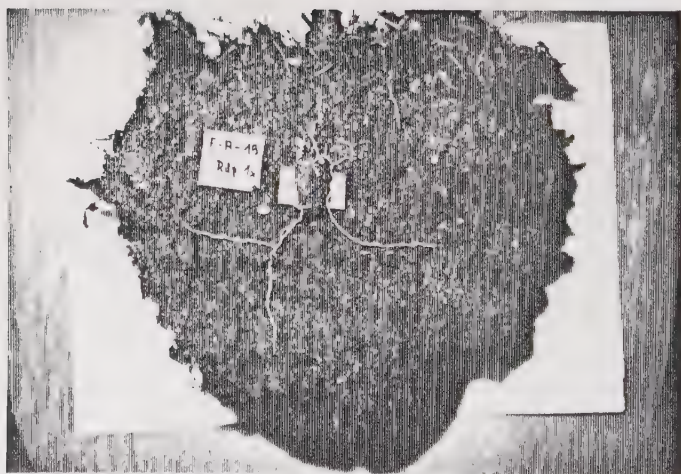
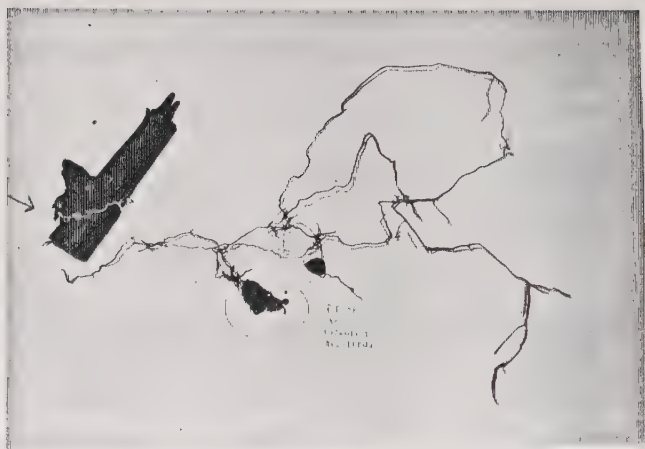


Abb. 27e: Röhrencheninokulum mit neugebildeten Rhizomorphen

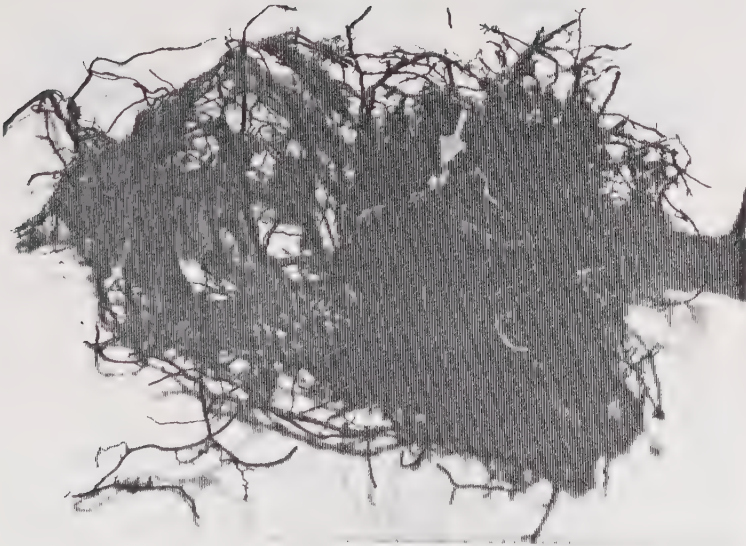


Abb. 27f: Befallenes Fichtenwurzelsystem mit angefärbten Rhizomorphen (Pfeile = Infektionsstellen, Röhrchenmethode)

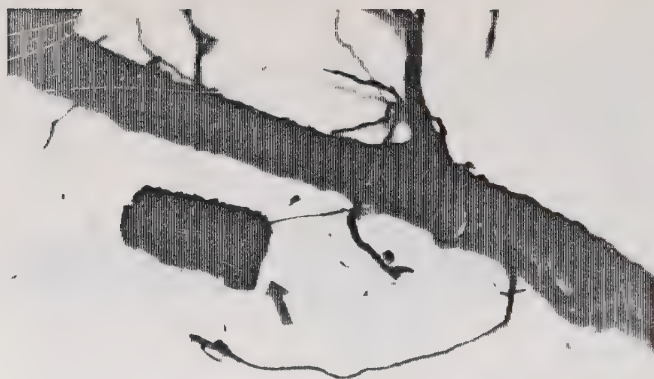


Abb. 27g: Rhizomorphenkontakt zwischen Stubbenklötzchen und Wurzel

zomorphen zum Teil von den nach der Röhrenchenmethode, zum anderen Teil von den nach der Stubbenmethode eingebrachten Inokula. Bei 2,4,5-T behandelten Pflanzen war eindeutig die Röhrenchenmethode bei Roundup in beiden Konzentrationsstufen die Stubbenmethode erfolgreicher, während bei den Kontrollpflanzen kein Unterschied zwischen den beiden Methoden auftrat. Die beiden anderen Infektionsarten blieben erfolglos.

- Stichproben ergaben 1984 bei den Restpflanzen einen hohen Anteil an Mycel unter der Rinde, der für 2,4,5-T bei 70 % und für Roundup einfach bei 60 % liegen dürfte
- stichprobenartig vorgenommene Reisolierungen ergaben für die Röhrenchenmethode und die Stubbenmethode eine hohe Überlebensrate und auf den Kulturplatten starke Rhizomorphenbildung. Bei der Rhizomorphenmethode gelang in keinem einzigen Fall eine Revitalisierung. Als Technik fand die unter 2.6.2. (S. 84) beschriebene Methode unter Umgehung einer Reinkultivierung mit niedrigen Temperaturen von 6 - 8 °C Anwendung.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß eine Vorbehandlung mit Herbiziden die Wirtspflanze für eine Infektion durch *Armillaria* empfänglicher macht. Ursache ist vermutlich eine unspezifische physiologische Schwächung derselben. Dies hätte u.U. eine Verschiebung des Gleichgewichts im Parasit-Wirt-Verhältnis zugunsten des Pathogens zur Folge.

4.3.2. Die große Versuchsanlage mit Erle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.)

Die Problemstellung, die mit diesem Versuch geklärt werden sollte, ist anderer Natur als bei Fichte, da nach Anwendung der Arbozicide 2,4,5-T und Glyphosate ein Großteil der Versuchspflanzen innerhalb kurzer Zeit abstirbt. Hier sollte in erster Linie die saprophytische Potenz des *Hellimasch*

untersucht werden, wobei der Versuch in Anlehnung an frühere Arbeiten zeigen sollte, ob chemisch und mechanisch abgetötete Erlen in gleicher Intensität und gleich schnell von *Armillaria* besiedelt werden.

4.3.2.1. Pflanzgut und Herbizidbehandlung

Für die Erlenanlage wurden im Herbst 1978 als 600 *Alnus glutinosa* (1-jährig) eingetopft und aufgestellt wie es der Plan auf Seite 137 zeigt. Die Versuchsanlage war mit der des Fichtenversuchs identisch. Der Unterschied zur Fichtenanlage war die Einführung einer zusätzlichen Variante, indem ein Teil der Versuchspflanzen an der Stammbasis abgeschnitten wurde und von diesen wiederum die Hälfte der abgeschnittenen Bäume mit *Armillaria* inokuliert wurde. Den Behandlungsplan zeigt die Seite 137. Zusätzlich zu den auf Seite 138 aufgeführten Behandlungen wurden noch folgende in das Versuchskonzept mit aufgenommen:

- Schnitt an der Stammbasis bzw. Ringelung (6)
- Schnitt an der Stammbasis bzw. Ringelung mit nachfolgender Inokulation (2/6)

Die Applikation der Herbizide erfolgte auf dieselbe Art und Weise, mit denselben Herbiziden und mit denselben Konzentrationsstufen wie bei der Fichtenanlage.

4.3.2.2. Inokulationsmethoden

Die Inokulation erfolgte mit denselben Methoden und auf dieselbe Art und Weise wie bei der Fichtenanlage. Als Inokulationsstamm wurde der Stamm 9 (*Armillaria bulbosa*, Spitzahorn, Donauauen) verwendet.

4.3.2.3. Aufnahmekriterien und Auswertung

Die Auswertung der Versuchsanlage basierte auf den auf der folgenden Seite 150 dargestellten Boniturstufen. Die Beschreibung des Habitus erfolgte nach dem Grad der Beblätterung. Bei der Prüfung des Infektionserfolgs waren dieselben Schwierigkeiten zu überwinden, wie sie schon in der Fichtenanlage aufgetreten waren. Auch hier wurde eine genaue Wurzelinventur durchgeführt.

4.3.2.4. Ergebnisse der großen Versuchsanlage Erle

Die Ergebnisse dieses Inokulationsexperiments sind auf den nachfolgenden Seiten 150 bis 152 abgebildet. Etwa ein halbes Jahr nach der Ausbringung der Herbizide war ein großer Teil der Versuchspflanzen abgetötet. Die zeitliche Reihenfolge des Absterbens wurde angeführt von der Behandlung mit Roundup in doppelter Dosis, es folgten Roundup in einfacher Dosis, 2,4,5-T in einfacher Dosis und schließlich nach etwas längerer Zeit die Behandlung durch Ringelung und Abschneiden.

Die Ergebnisse der großen Erlenanlage lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

- im äußeren Erscheinungsbild zeigen die Kontrollpflanzen keine Unterschiede verglichen mit den mit Armillaria infizierten Versuchspflanzen, die keiner Vorbehandlung unterzogen worden waren
- die geringelten bzw. an der Stammbasis abgeschnittenen Versuchspflanzen zeigen nach Inokulation mit dem Hallimasch eine gewisse Erholungstendenz, was sich in Stockausschlägen bemerkbar macht, Ringelung ohne nachfolgende Inokulation dagegen hat das Absterben aller Individuen zur Folge, ein Ergebnis, das schwer zu verstehen ist
- in allen anderen Fällen - bei jeder Form der Herbizidbehandlung - kann ein vollständiges Absterben aller Individuen beobachtet werden

Auswertung der großen Versuchsanlage ERLE: Allgemeinzustand

Pflanzmaterial: 576 Erlen 1-jährig
Pflanzzeitpunkt: Oktober/November 1978
Herbizidbehandlung: 24.06.1980, Sommerwetter, nach 4 Stunden
heftiges Gewitter

Inokulation: 11.08. - 14.08.1980, warm, teilweise reg-
nerisch

Bonituren: 1 - 5 siehe große Anlage FICHTE (S. 142)

Boniturstufen: I = gesund, vollständige Beblätterung
II = leichter Blattverlust, Blätter zum
Teil aufgeheilt und gekräuselt
III = starke Blattverluste, etwa halb be-
blättert
IV = sehr krank, kaum mehr Blätter
V = tot, blattlos

Die Infektion wurde mit dem Stamm 9b "Armillaria bulbosa"
(Spitzahorn, FoA Ingolstadt) durchgeführt.

Auswertung der großen Versuchsanlage ERLE: Infektionen

Boniturkriterien	B e h a n d l u n g e n				
	Kontrolle	2,4,5-T 1x	Glyphosate	mechanisch	
	A.mellea	A.mellea	A.mellea	1x	2x
Prozentsatz der Individuen, bei denen Rhizomorphen im Topf gebildet wurden	17	86	69	48	55
Anheftung von mindestens					
1 Rhizomorphe %	4	65	35	39	14
2 Rhizomorphen %	0	33	21	12	7
3 Rhizomorphen %	0	19	7	3	3
Mycel unter der Rinde %	0	37	12	10	8
Herkunft der Rhizomorphen					
Röhrichten %	31	64	39	57	78
Stubben %	62	28	61	29	22
Rhizomorphen %	0	0	0	0	0
Klötzchen %	7	8	0	14	0
Gesamtzustand bei der Schlußbonitur im Herbst 1982					
Stufe I %	80	0	0	0	0
II %	20	0	0	0	0
III %	0	0	0	0	3
IV %	0	0	0	0	21
V (tot) %	0	100	100	100	76



Abb. 27h: Mycel unter der Rinde

- die Bildung und auch Anheftung von einer bis mehreren Rhizomorphen ist nach einer Abtötung durch die einfache Konzentration von 2,4,5-T am intensivsten, gefolgt von der einfachen Dosis Glyphosate, der mechanischen Abtötung und schließlich der doppelten Konzentration Glyphosate
- Mycel unter der Rinde kann am häufigsten bei den mit 2,4,5-T abgetöteten Erlen gefunden werden. Stichproben ergaben bei den Restpflanzen 1984 bei den 2,4,5-T abgetöteten Erlen eine Quote von etwa 70 %, bei Glyphosate einfach 50 % und Glyphosate doppelt 40 % Versuchspflanzen mit Mycel unter der Rinde. Der Prozentsatz bei den mechanisch abgetöteten Individuen lag erheblich niedriger
- als Infektionsmethoden bewährten sich wiederum die Röhren- und die Stubbenmethode. Zu einem geringen Prozentsatz führte in diesem Experiment auch die Klötzchenmethode zum Erfolg. Zu einem Auswachsen von Rhizomorphen aus dem Rhizomorphenknäuel (Rhizomorphenmethode) kam es jedoch in keinem Fall
- trotz veränderter Voraussetzungen (Isolat, Wirt, Fragestellung) ergaben sich zumindest hinsichtlich Bildung und Anheftung von Rhizomorphen in Verbindung mit der Herbizidbehandlung gleiche Zusammenhänge. Ein Wechsel der Armillaria-Stämme und der Wirtspflanzen führten nur zu unerheblichen Veränderungen im Inokulationserfolg. Bei den Reisolierungen wurden ähnliche Verhältnisse wie bei Fichte gefunden.

Abschließend kann die Feststellung getroffen werden, daß Armillaria mit Herbizid abgetötete Wirtspflanzen besser infizieren kann als mechanisch abgetötete. Nach der gelungenen Infektion vermag er in diesen Wirten sich schneller und intensiver auszubreiten als in den durch Ringelung getöteten Bäumen. Ähnliche Ergebnisse wurden in einem Versuch erhalten, der unter Laborbedingungen dieselbe Fragestellung mit anderen Methoden gelöst hatte. Davon wird im nächsten Kapitel die Rede sein.

5. DIE WIRKUNG VON HERBIZIDEN AUF VERSCHIEDENE ISOLATE VON ARMILLARIA MELLEA

Die Ergebnisse des zuletzt geschilderten Hauptversuchs waren der Anlaß für eine Reihe weiterer Experimente unter Laborbedingungen. In dem Inokulationsversuch mit Fichten hatten sich deutliche Zusammenhänge zwischen Herbizidbehandlung und Armillaria-Entwicklung gezeigt. Der Hallimasch hatte hier zwar durch Herbizidbehandlung geschwächte, aber lebende Pflanzen befallen und war somit seiner Rolle als Parasit gerecht geworden, wohingegen unbehandelte Versuchspflanzen nahezu keinen Befall aufgewiesen hatten. Die durch die Herbizidanwendung verursachte Änderung der Krankheitsdisposition reichte aus, um die erhaltenen Resultate erklären zu können. Demzufolge hätte man bei dem Experiment mit Erlen - hier waren Erlen sowohl chemisch als auch mechanisch durch Ringelung bzw. Abschneiden an der Stammbasis abgetötet worden - keine Befallsunterschiede zwischen den mit Herbizid und mechanisch behandelten Versuchspflanzen erwarten können, da Armillaria in diesem Fall (an totem Material) nur saprophytisch tätig geworden war und bezüglich der Wirtspflanzen gleiche physiologische Voraussetzungen geherrscht hatten. Tatsächlich hatten sich aber unterschiedliche Infektionsquoten bei den einzelnen Abtötungsarten feststellen lassen, so daß der Verdacht einer direkten Einflußnahme der verwendeten Biozide auf das biologische Geschehen des Hallimasch nahelag. Um diese Problematik zu klären, fanden eine Reihe von Laborversuchen statt, in denen die Wirkung von 2,4,5-T und Roundup auf die Entwicklung von Armillaria mellea getestet wurde.

5.1. Konzentrationsreihen mit 2,4,5-T

Es war naheliegend, die direkte Beeinflussung des Wachstumsverhaltens und der Rhizomorphenbildung von *Armillaria mellea* durch den arboriziden Wirkstoff 2,4,5-T zuerst auf Malzagarplatten bei unterschiedlicher Konzentration des Wirkstoffes zu untersuchen.

5.1.1. Material und Methoden

Die Versuche wurden in Petrischalen von 9 cm Durchmesser durchgeführt. Dem zweiprozentigen Malzstandardagar (ME mit 2 % Malzextrakt und 1 % Agar) wurde der Wirkstoff in Form von Lösungen mit den auf den Seiten 121 und 125 angegebenen Konzentrationen (Verdünnung in 1/5 Stufen) vor dem Autoklavieren zugegeben. Da eine Sterilfilterung der Herbizidlösung und Zugabe derselben zum erkaltenden Agar wiederholt zu einer starken Verunreinigung der Testplatten mit Bakterien und anderen Pilzen geführt hatte und - wie bei MAIER-BODE (1971) beschrieben - Versuche eine Temperatur-abhängige Veränderung des Wirkstoffs nicht erkennen ließen, was auf Grund seiner physikalischen und chemischen Eigenschaften auch nicht zu erwarten war, wurde die weitaus praktischere Methode der Hitzesterilisierung durch Autoklavieren gewählt. Lösungsmittel für die 2,4,5-T-Lösungen war deionisiertes Wasser. Die einzelnen Versuchsansätze wurden einmal ohne Anpassung des Mediums an das pH-Optimum des jeweiligen Stammes, zum anderen mit der Einstellung des jedem Isolat eigenen optimalen pH-Wertes durchgeführt. Resultate aus Vorversuchen ließen diesen parallelen Versuchsansatz ratsam erscheinen, da eine pH-abhängige Änderung der Herbizidwirkung nicht vollständig ausgeschlossen werden konnte. pH-Messungen in den einzelnen Medien vor Versuchsbeginn ergaben im Falle der Herbizidbeimengungen gegenüber der Kontrolle keine Änderungen. Die autoklavierten und erkalteten Herbizidmedien wurden mit standar-

disierten Inokula aller Stämme beimpft und zwei Wochen bei 22 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit in Klimaschränken inkubiert. Nach zwei Wochen erfolgte die Auswertung mittels eines halb-automatischen Bildauswertegerätes (Videoplan) hinsichtlich Bewachung (Flächenwachstum) und Ausbildung von Rhizomorphen. Pro Versuchsansatz erfolgten fünf Wiederholungen, wobei wiederholt Ausfälle durch Verschmutzung der Kulturschalen zu verzeichnen waren.

3.1.2. Ergebnisse

Die Ergebnisse dieses Versuchs zeigen die Abb. 28 auf Seite 157 und 158 und die Tabellen 23 und 24. Folgende Beobachtungen konnten gemacht werden:

- für die Stämme zeigt sich eine, wenn auch in ihrem Ausmaß ungleiche, Förderung des quantitativen Wachstums durch den Wirkstoff
- alle Isolate besitzen eine Optimumskurve mit fördernden Konzentrationen im Bereich $1,6 \times 10^{-3}$ bis $2,6 \times 10^{-6}$ und Wachstumsoptima bei Konzentrationen um $6,4 \times 10^{-5}$.
- bei Konzentrationen über 8×10^{-3} ist keinerlei Wachstum festzustellen; der Wirkstoff hat hier die Wirkung eines Giftes
- ab Konzentrationen von $2,6 \times 10^{-6}$ und $5,1 \times 10^{-7}$ (Tab. 24) werden die Wachstumsquoten der Kontrolle ohne Herbizidzusatz erreicht. Der Wirkstoff ist bei Verdünnungen ab dieser Stufe biologisch nicht mehr wirksam
- die Bildung von Rhizomorphen wird gegenüber den Kontrollen im Konzentrationsbereich $1,6 \times 10^{-3}$ bis $1,3 \times 10^{-5}$ gefördert, die Optima der Rhizomorphenentwicklung liegen stamm-spezifisch unterschiedlich

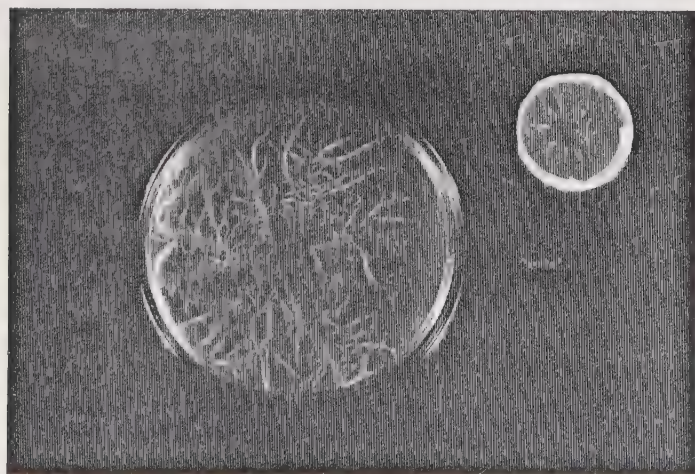
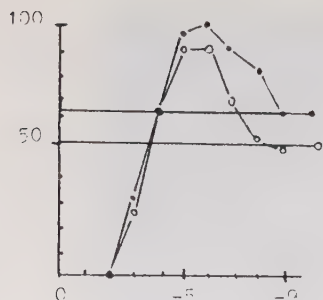
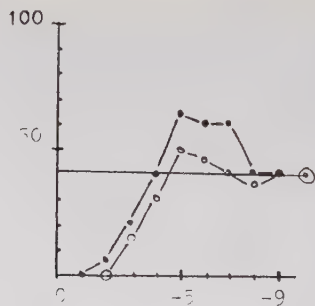


Abb. 28a: verstärktes Wachstum und Rhizomorphenbildung nach Zusatz von 2,4,5-T zum Kulturmedium (rechts oben Kontrollansatz ohne Herbizidzugabe)

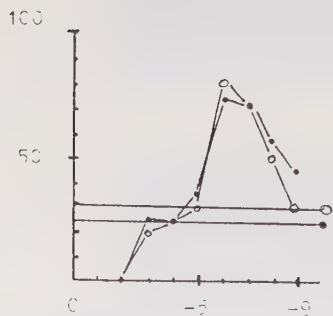
Abb.28: Konzentrationsreihen mit 2,4,6-2



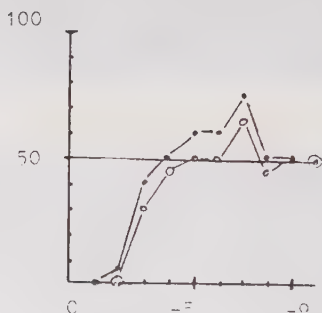
Stamm 1



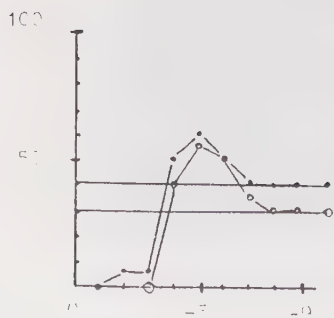
Stamm 2



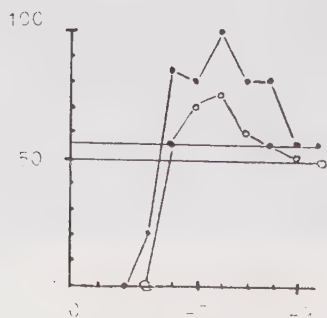
Stamm 3



Stamm 4



Stamm 5

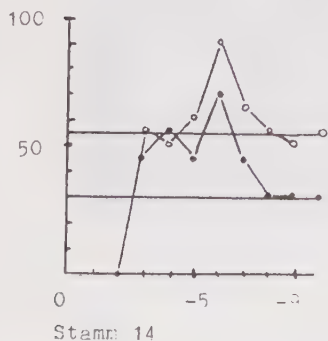
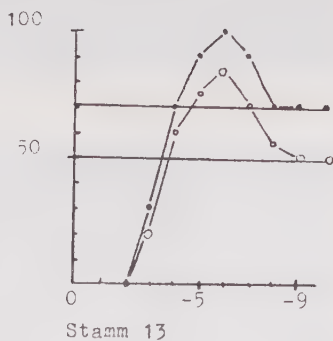
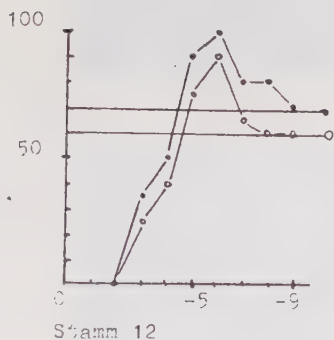
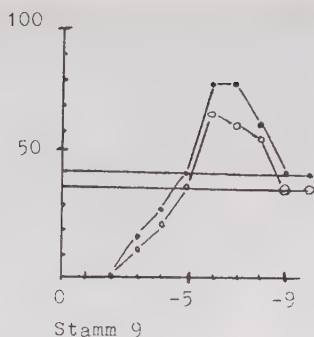
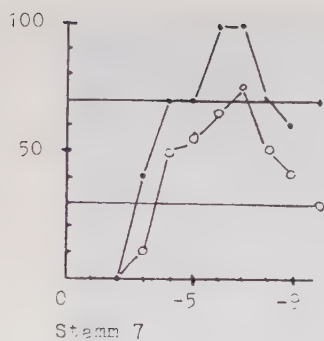


Stamm 6

Bewachung in % der Plattenfläche

Konzentration auf der Abszisse in %

Legende siehe nächste Seite



Legende:

○ = ohne Anpassung
des Mediums an
das pH-Optimum
des untersuchten
Stammes

● = mit Anpassung an
das pH-Optimum

—○ = Kontrolle ohne
Herbizid und ohne
pH-Anpassung

—● = Kontrolle ohne
Herbizid und mit
pH-Anpassung

Konzentration auf der Abszisse
in 5°

Bewässerung in % der Pflanzfläche

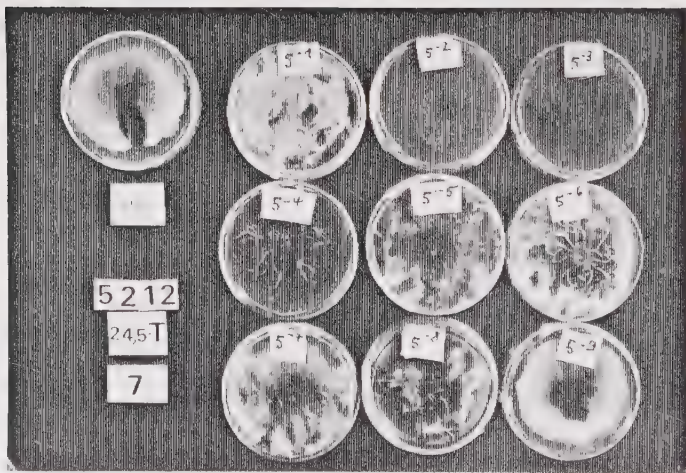
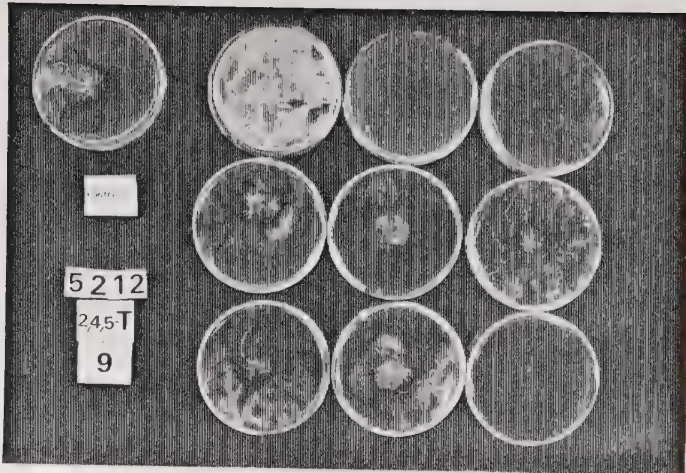


Abb. 28b: Konzentrationsreihen mit 2,4,5-T
(Stamm 7 mit Induktion der Rhizo-
morphenbildung)

- für die Isolate 7 und 12, aus zahlreichen Versuchen bekannt als reine Mycelbildner, kann gegenüber ihren Kontrollansätzen eine echte Induktion der Rhizomorphenbildung festgestellt werden. Diese geht bei Konzentrationen von $2,6 \times 10^{-6}$ und $5,1 \times 10^{-7}$ wieder in ausdrückliche Mycelbildung über
- das Wachstum allgemein und die Förderung durch Herbizide zeigt im Falle der pH-Anpassung an die Optima der einzelnen Stämme höhere Werte als ohne pH-Einstellung, tendenzielle Unterschiede aber sind in beiden Versuchsansätzen nicht auszumachen
- artspezifische Verhaltensweisen innerhalb der fünf europäischen Arten des *Armillaria mellea*-Komplexes können nicht beobachtet werden.

Sowohl das Wuchsverhalten als auch die Entwicklung der Rhizomorphen von *A.mellea* werden durch den herbiziden Wirkstoff 2,4,5-T in bestimmten Konzentrationen stimuliert und unter Umständen sogar erst induziert. Ähnliche Ergebnisse mit 2,4,5-T erzielten bereits PRONOS und PATTON (1979).

5.2. Konzentrationsreihen mit Glyphosate

Die Untersuchungen mit Glyphosate (Roundup) wurden analog zu 2,4,5-T und aus denselben Erwägungen angestellt.

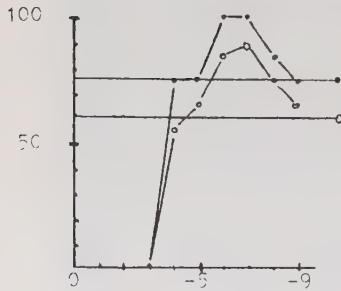
5.2.1. Material und Methoden

siehe 5.1.1.

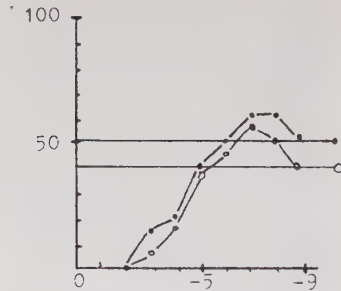
5.2.2. Ergebnisse

Die Abb. 29 (Seite 160 und 161) und die Tabellen 25 und 26 geben Ergebnisse dieses Experiments wieder. Auch hier kann eine, wenn auch in ihrem Ausmaß unterschiedliche Förderung

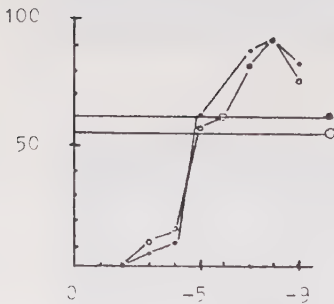
Abb. 29 Konzentrationsreihen mit Glyphosate (Roundup)



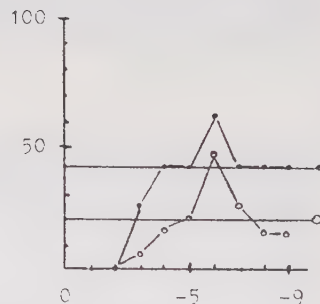
Stamm 1



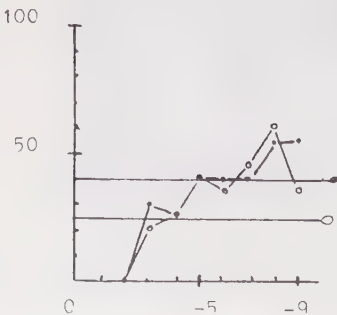
Stamm 2



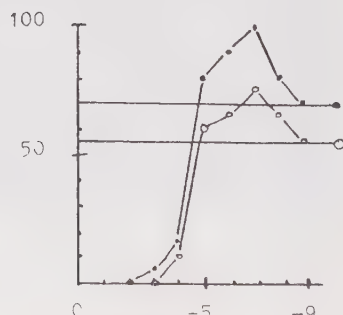
Stamm 3



Stamm 4



Stamm 5

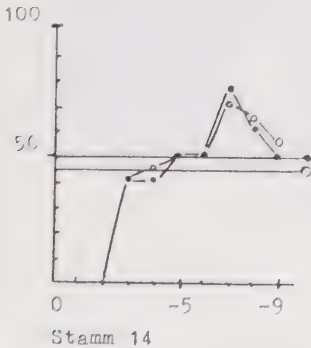
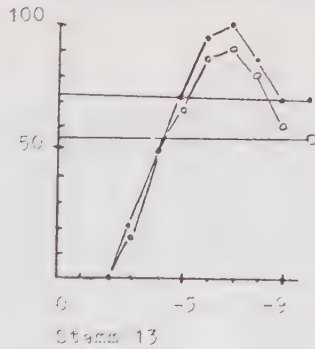
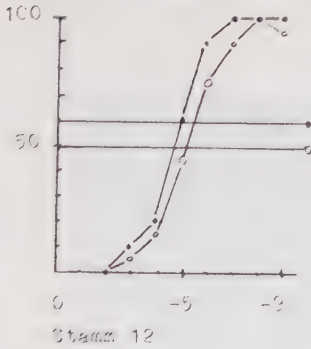
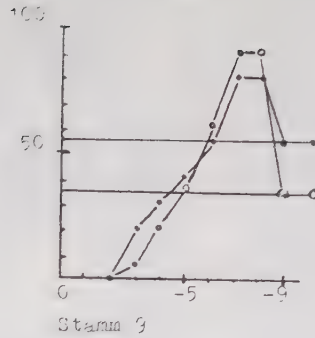
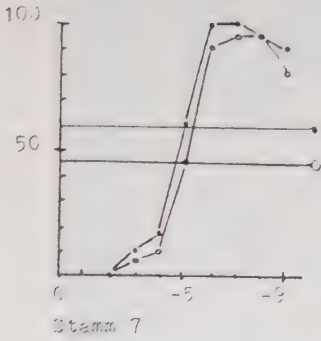


Stamm 6

Bewachung in % der Blattoberfläche

Konzentration auf der Abszisse in 5^x

Legende siehe nächste Seite



Legende:

○ = ohne Anpassung des Mediums an das pH-Optimum des untersuchten Stammes

● = mit Anpassung an das pH-Optimum

—, = Kontrolle ohne Herbizid und ohne pH-Anpassung

—○ = Kontrolle ohne Herbizid und mit pH-Anpassung

Konzentration auf der Abszisse in %

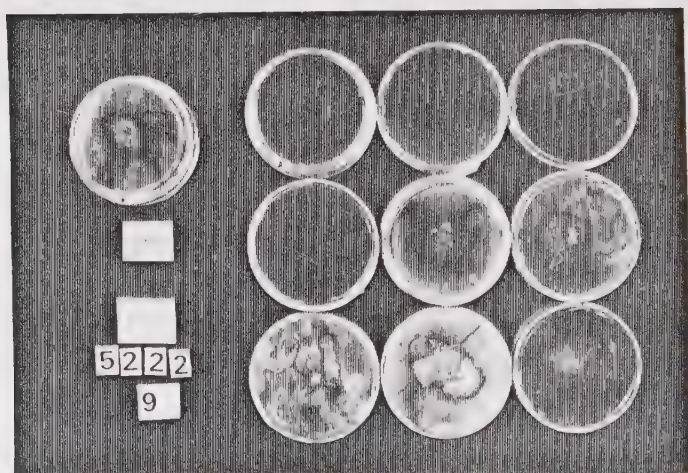
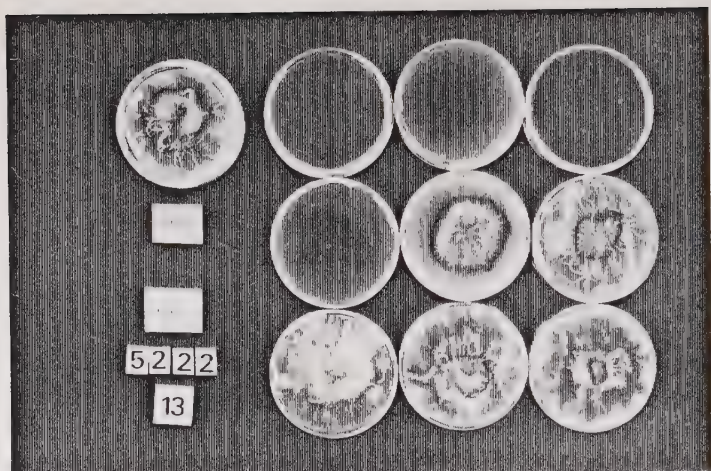


Abb. 29a: Konzentrationsreihen mit Glyphosate

des quantitativen Flächenwachstums beobachtet werden. Das Ausmaß dieser Förderung liegt aber im Vergleich zu 2,4,5-T niedriger. Der Verlauf der Wachstumskinetik in Abhängigkeit von der Herbizidkonzentration zeigt bei allen Stämmen wieder den einer Optimumkurve mit fördernden Konzentrationen von $3,2 \times 10^{-4}$ und $2,6 \times 10^{-6}$, stammspezifisch unterschiedlichen Wachstumsoptima in demselben Konzentrationsbereich, Wachstumshemmung bei Konzentrationen über 8×10^{-3} und Abklingen der Wachstumsförderung ab Konzentrationen von etwa $5,1 \times 10^{-7}$. Die Bildung von Rhizomorphen wird, wenn auch in schwächerem Umfang wie mit 2,4,5-T, gefördert und bei den Stämmen 7 und 12 kommt es ebenfalls zu einer Induktion der Rhizomorphenbildung, die bei $5,1 \times 10^{-7}$ wieder in ein flächiges Mycelwachstum übergeht. Der Stamm 3 zeigt in keinem einzigen Fall Rhizomorphenbildung. Das Wachstum und die Förderung desselben liegen bei pH-Anpassung zwar höher als ohne diese, aber es lassen sich keine qualitativen Unterschiede der beiden parallelen Versuchsansätze erkennen. Ebenso wenig sind artspezifische Reaktionen der einzelnen Arten des A.mellea-Komplexes zu finden. Insgesamt ist festzustellen, daß die Effekte des arboriziden Wirkstoffes Glyphosate auf den Hallimasch in den für die Praxis relevanten Konzentrationen stimulierender Natur sind, wenngleich auch in geringerem Maße als dies für 2,4,5-T gegeben ist.

5.3. Bewachungsversuche auf Bestandteilen der Wirtspflanze Erle

Neben Untersuchungen zum direkten Einfluß von Herbiziden auf den Hallimasch in Form von Zusatz der Wirkstoffe in das Nährmedium wurde auch geprüft, ob beim Wachstum von A.mellea auf Rinden-, Holz- und Wurzelbestandteilen von Erlen, die zwei Jahre vor Versuchsausführung durch Herbizide und mechanischen Eingriff abgetötet worden waren, ähnlich fördernde Effekte zu beobachten seien. Gleichzeitig sollte dieses Experiment zur Abrundung der im Freilandinokulationsversuch mit Erlen gewonnenen Ergebnisse dienen.

5.3.1. Material und Methoden

Im Herbst 1980 wurden im Forstenrieder Park (Unterdill, Forstamt München) etwa 15-jährige Erlen auf folgende Art und Weise zum Absterben gebracht:

- mit 2,4,5-T
- mit Glyphosate (Roundup) (je zwei Bäume pro Behandlung)
- durch Ringelung (mechanisch)

Nach einem Jahr waren die mit den Herbiziden behandelten Bäume abgestorben. Die geringelten Bäume waren sehr krank, zeigten aber den Ansatz von Neuaustrieben an der Stammbasis. Nach zwei Jahren war bei den 2,4,5-T behandelten Erlen bereits Pilzbefall und einsetzende Vermorschung zu beobachten und Schnittproben ergaben eine Kompartimentierung des Holzes. Die mit Roundup abgetöteten Erlen ließen keinerlei Pilzbefall erkennen, wenngleich auch hier dünne Äste bereits morsch waren. Die mechanisch durch Ringelung zum Absterben gebrachten Bäume schließlich hatten neue Austriebe gebildet in Form von Stockausschlägen, so daß die benötigten Holzproben bei diesen Bäumen den abgestorbenen Teil entnommen werden mußten. Von Bäumen jeder dieser drei Gruppen wurden Stammscheiben, Rindenstückchen und Sägemehl aus Wurzelstückchen gewonnen, nach der von RYPÁČEK (1966) beschriebenen Methode (S. 37) schonend sterilisiert, mit einer reinen Agarlösung (1 % Agar) als Fixiermittel ohne jegliche Zusätze in Petrischalen gebracht und mit standardisierten Inokula bei 22 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit in Klimaschränken inkubiert. Nach vier Wochen erfolgte die Auswertung der Schalen mit Hilfe eines halbautomatischen Bildauswertgerätes (Videoplan) hinsichtlich Bewachung (Flächenwachstum) und Ausbildung von Rhizomorphen. Pro Versuchsansatz fanden vier Wiederholungen statt.

5.3.2. Ergebnisse

Die Abb. 30, 31 und 32 (S. 165, 166, 167) und die Tabellen 27, 28 und 29 geben Auskunft über den Bewachungsgrad der verschiedenen Substrate durch die einzelnen Isolate. Es läßt sich folgendes feststellen:

- generell werden die Substrate besser angenommen, die mit 2,4,5-T und Glyphosate vorbehandelt waren. Im Falle der Stammscheiben dominiert das 2,4,5-T behandelte Holz, das Sägemehl wird bei Glyphosate-Herkunft besser bewachsen, während bei dem Substrat aus Rindenstückchen die beiden Herbizidbehandlungen sich die Waage halten
- auch die Bildung von Rhizomorphen wird stimuliert. Am intensivsten findet dies durch 2,4,5-T statt, dann durch Glyphosate und letztendlich in geringerem Umfang auch durch die Substrate aus den mechanisch abgetöteten Bäumen. Auf Substraten aus lebenden Kontrollbäumen ist kaum Rhizomorphenwachstum zu beobachten
- Stammscheiben werden prozentual besser bewachsen als Sägemehl aus Wurzelholz und als Rindenstückchen
- das Rhizomorphenwachstum findet auf den Rindenstückchen in größerem Umfang statt als auf Sägemehl und Stammscheiben
- vereinzelt werden Isolate aber auch im Flächenwachstum gehemmt bei gleichzeitig verstärkter Rhizomorphenbildung wie dies für den Stamm 6 (*A.bulbosa*, Eiche) der Fall ist. Diese Tendenz zeigt dieser Stamm auf allen Substraten. Auch der bei dem Inokulationsversuch mit Fichten verwendete Stamm 14 (*A.bulbosa*, Haselnuß) weist diesen Trend auf
- die Stämme 7 (*A.mellea sensu stricto*, Birke) und 12 (*A.bulbosa*, Eiche) bilden auf den Substraten mit Herbizidherkunft wieder Rhizomorphen im Gegensatz zur Kontrolle

Diese Ergebnisse bestätigen die Resultate aus den Versuchen mit den Konzentrationsreihen mit 2,4,5-T und Roundup und erhärten den Verdacht einer direkten Beeinflussung des Hallimasch durch die untersuchten Biozide.

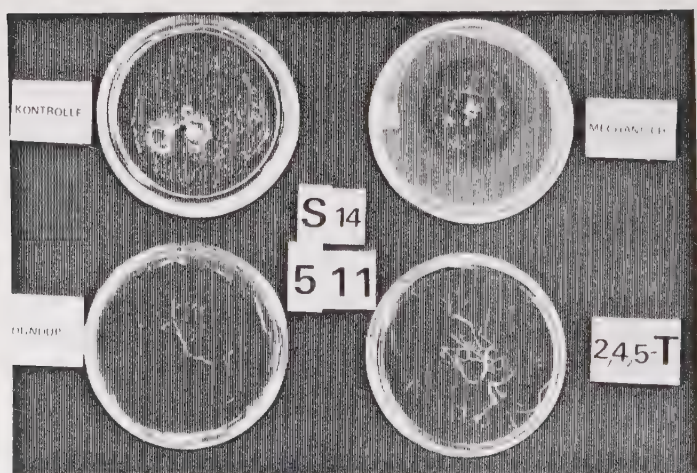
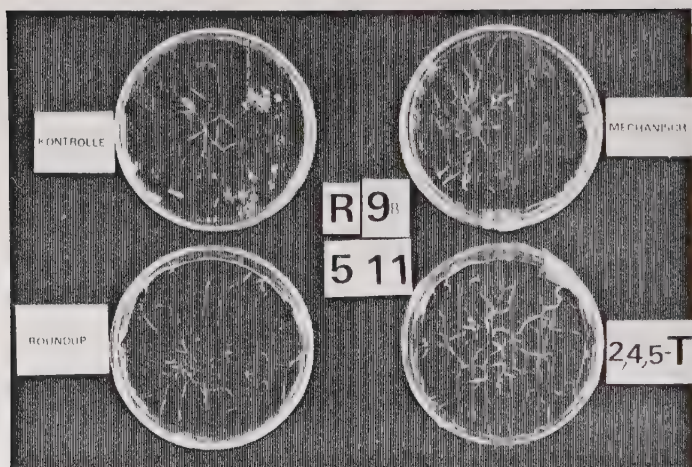


Abb. 29b: Bewachung von Rinde und Stammscheiben auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteter Erlen

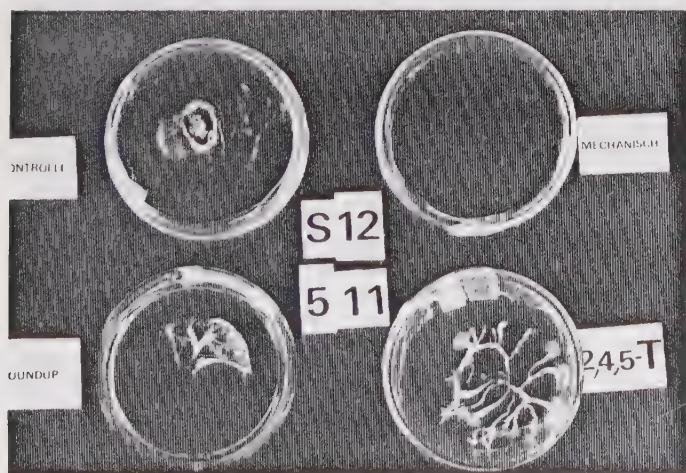
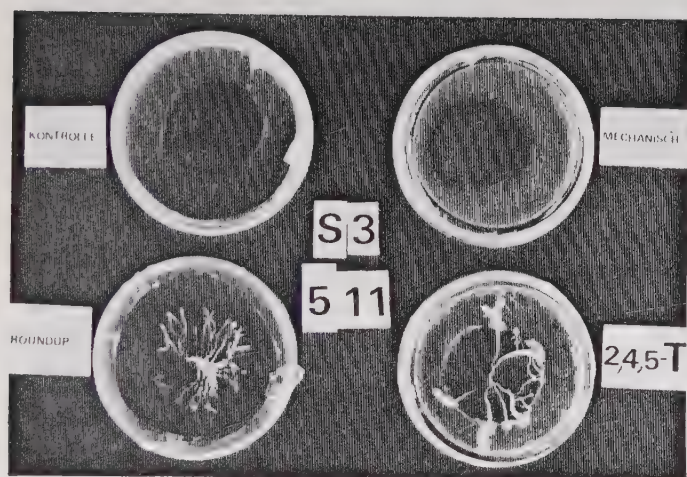


Abb. 29c: Bewachung von Stammscheiben auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteter Erlen

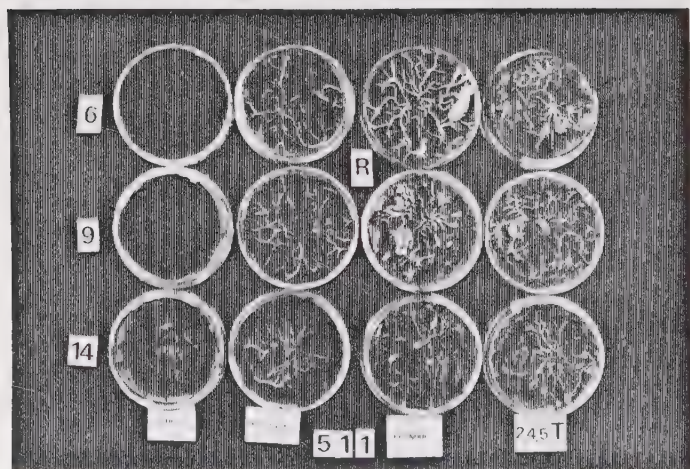
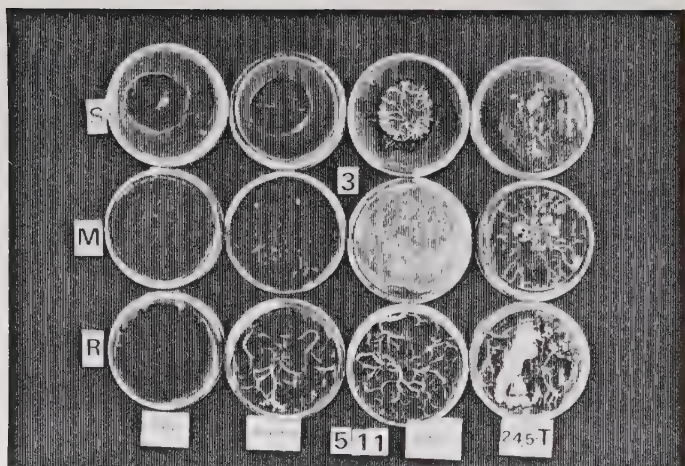
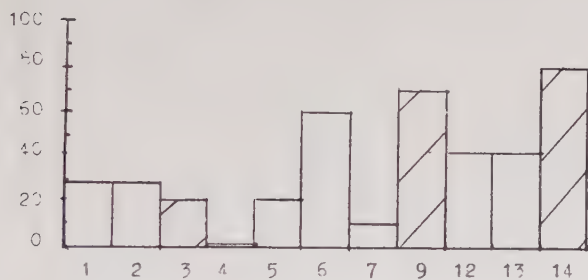


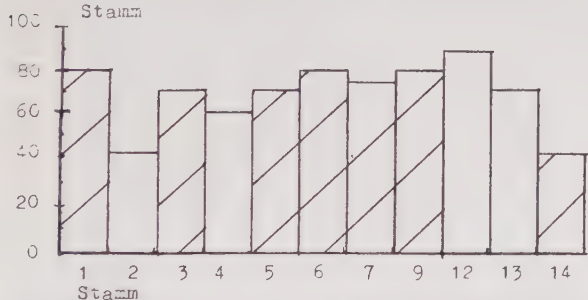
Abb. 29d: Bewachung von Stammscheiben, Sägemehl und Rinde auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteter Erlen

Abb.30: Bewachungsversuch auf Stammscheiben unterschiedlich vorbehandelter Erlen (Auswertung nach 4 Wochen).

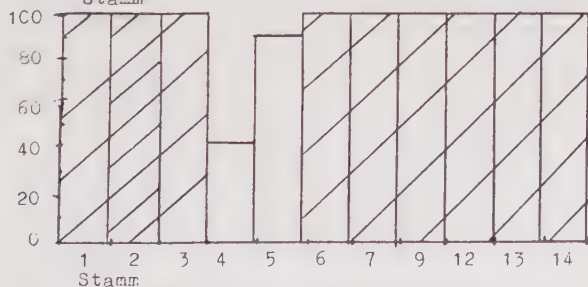
Bewachung in % der gesamten Fläche der Erlenstammscheibe



Kontrolle



Mechanisch



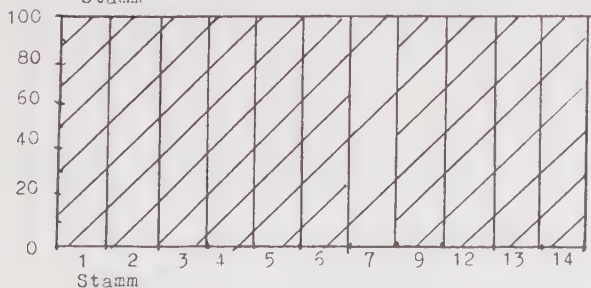
Roundup



= nur Mycel



= bis fünf
Rhizomorphen (Gesamtlänge
15cm)



2,4,5-T



= bis zehn
Rhiz. (Gesamtlänge
30cm)



= viele
Rhiz. (Gesamtlänge
über 30cm)

Abb.31: Bewachungsversuch auf Sägemehl unterschiedlich vorbehandelter Erlen(Auswertung nach 4 Wochen).

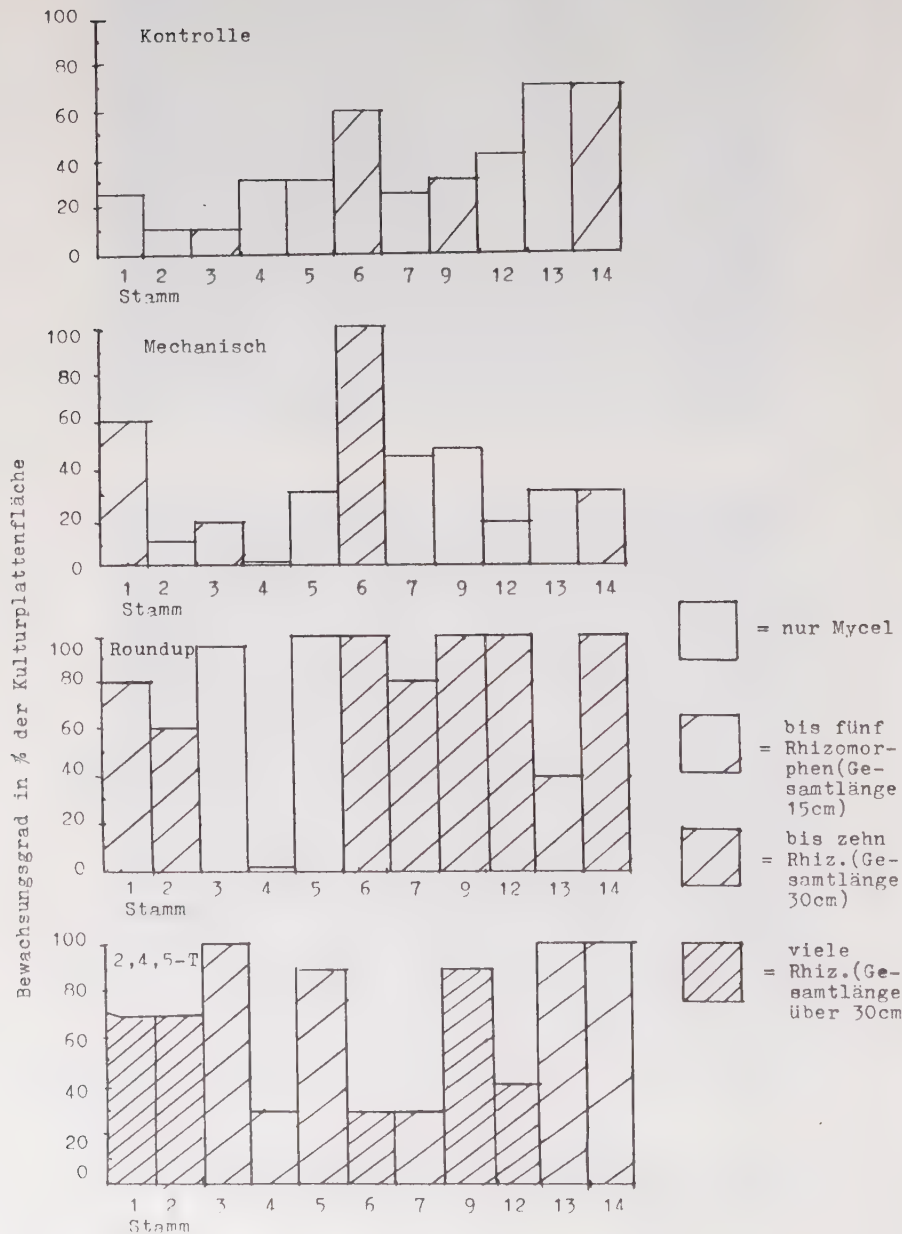
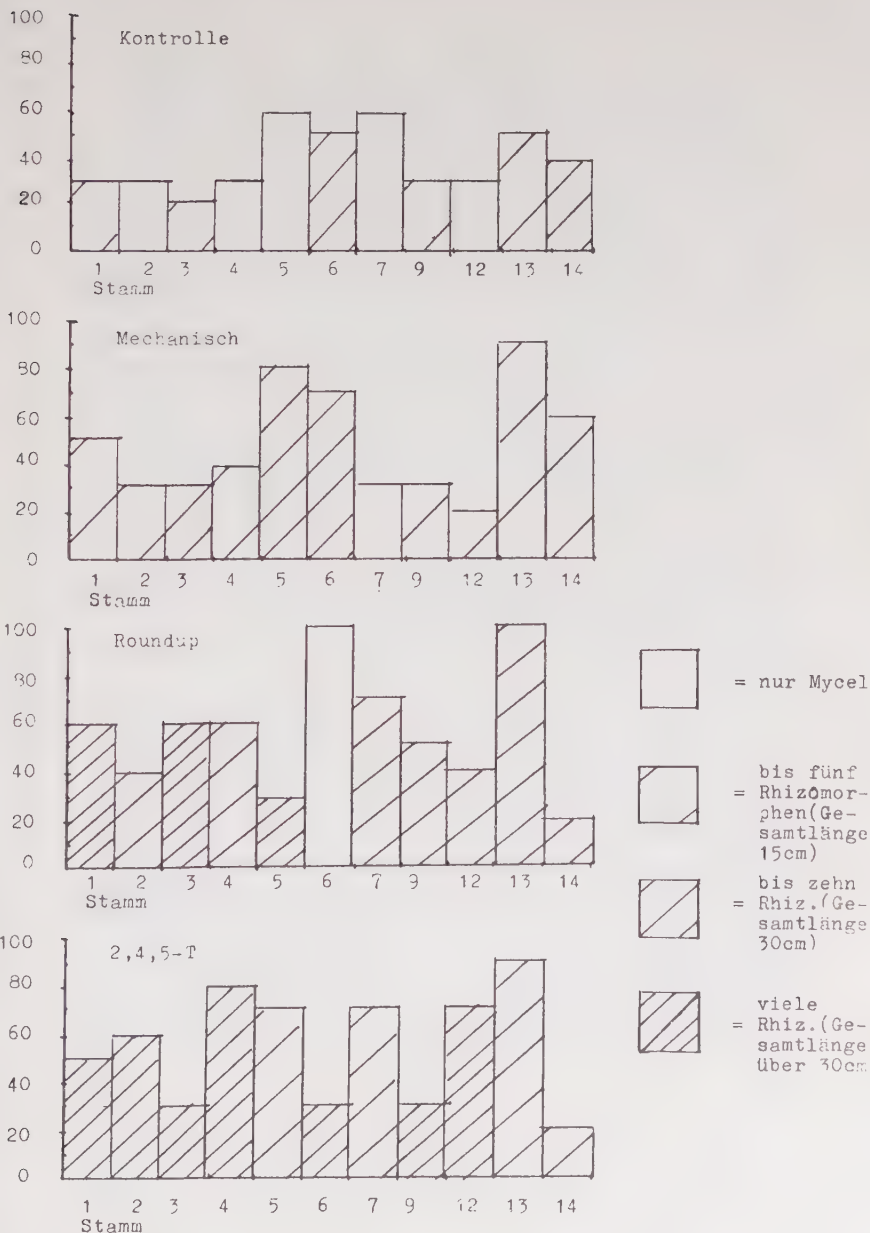


Abb.32: Bewachungsversuch auf Rindenstückchen unterschiedlich vorbehandelter Erlen (Auswertung nach 4 Wochen)



5.4. Anlockungsversuche mit Holzstückchen unterschiedlich vorbehandelter Versuchsbäume

Ziel dieses letzten Versuches sollte es sein, die direkte Bevorzugung herbizidbehandelter, natürlicher Substrate zu zeigen gegenüber unbehandelten Substraten. Dies wurde ermöglicht durch ein geeignetes Versuchskonzept, welches den Vergleich vier unterschiedlich behandelter Substrate in einem Versuchsansatz ermöglichte. Dem Versuch lag das Grundprinzip der chemotaktischen Anlockung zugrunde.

5.4.1. Material und Methoden

In Petrischalen wurden kreisförmig um ein standardisiertes Inokulum vier schonend sterilisierte Stammscheibchen platziert, die von den einzelnen Behandlungen der Erlen- und Fichtenanlage aus dem Freilandexperiment und den im Forstenrieder Park auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteten, etwa 15-jährigen Erlen abstammten. Folgende Behandlungen wurden geprüft:

- als Kontrolle durch Pflanzschock getötete Pflanzen der großen Versuchsanlage Fichte
- mit 2,4,5-T abgetötete Pflanzen
- mit Glyphosate abgetötete Pflanzen
- durch Ringelung abgetötete Pflanzen (bei Erlen)

Die Schalen enthielten reinen Agar (1 % Agar) mit geringen Spuren Malz. Inkubiert wurde 3 Wochen bei 22 °C und 80 % Luftfeuchtigkeit in Klimaschränken. Ausgewertet wurde das Wachstum des Inokulums und die Existenz bzw. Nichtexistenz eines gerichteten Wachstums.

5.4.2. Ergebnisse

Die Abb. 33, 34 und 35 (S. 170, 171, 172) geben die Ergebnisse dieses Taxisversuchs wieder. In fast allen Fällen kommt es zu einem gerichteten Wachstum vom Inokulum aus auf die Klötzchen zu, die von den mit Herbizid behandelten Versuchspflanzen abstammten. In den meisten Fällen handelt es sich dabei um die Ausbildung eines Luftmycel, das in einer schmalen Wachstumsfront auf das entsprechende Substratscheibchen zuwächst und erst nach Kontaktaufnahme zur Rhizomorphenbildung auf dem Scheibchen neigt. Nur bei Stamm 6 und Stamm 14 erfolgt ein gerichtetes Wachstum vom Inokulum aus mittels Rhizomorphen. Die beiden Versuche mit Erlen als Wirtspflanzen zeigen das gerichtete Wachstum eindeutiger als das Experiment mit Fichte. Im allgemeinen ist das Wachstum recht schwach, da das umgebende Medium nur aus Agar besteht und erst nach Kontaktaufnahme mit den Locksubstraten wieder ausreichend Nährstoffe zur Verfügung stehen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß Hallimasch durch Herbizide direkt und indirekt in seinem Wachstum stimuliert wird und die Ergebnisse des Hauptversuchs zum einen erklärt werden können durch die Schwächung der Wirtspflanzen nach der Vorbehandlung mit den Herbiziden 2,4,5-T und Glyphosate, zum anderen aber auch durch den Einfluß, den diese Biozide auf das Pathogen unmittelbar ausüben.

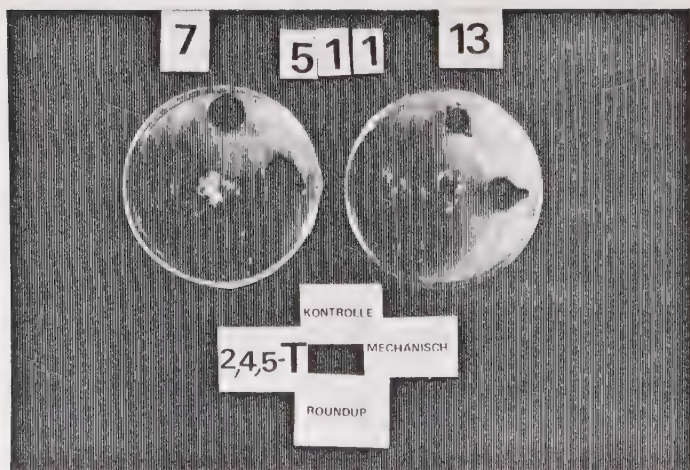
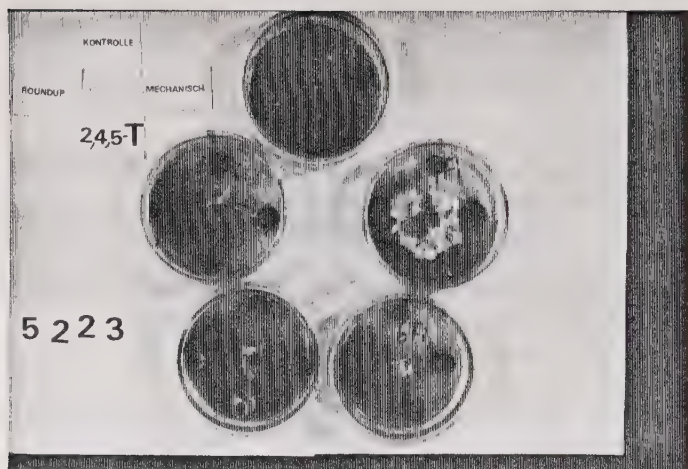


Abb. 32a: Anlockung durch Stammscheibchen von auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteten Erlen

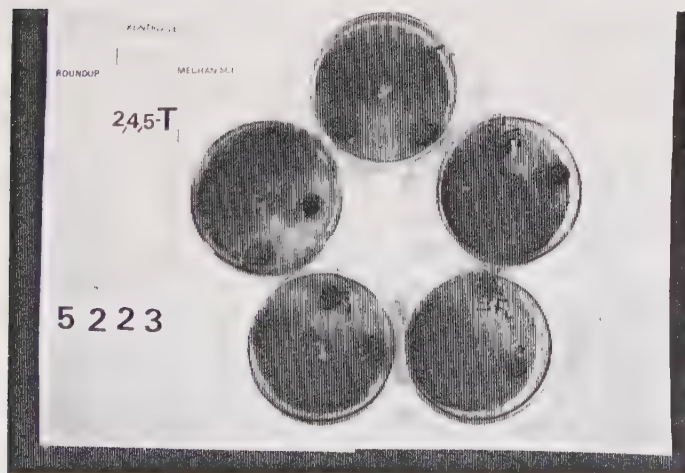
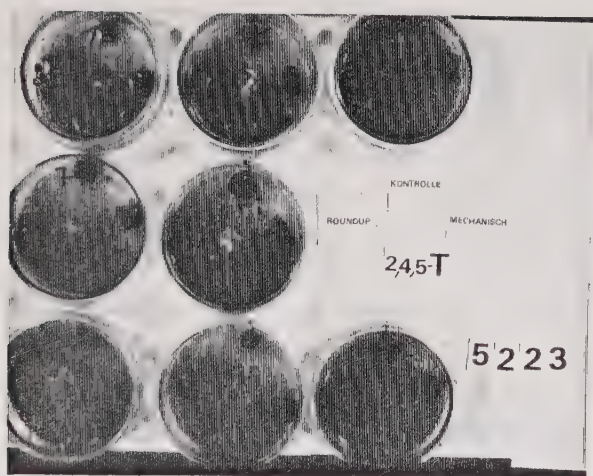


Abb. 32b: Anlockung durch Stammscheibchen von auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteten Fichten

Abb. 33: Anlockungsversuch mit Holzstückchen unterschiedlich
vorbehandelter Fichten aus der großen Versuchsanlage

B e h a n d l u n g e n

STAMM	KONTROLLE	MECHANISCH	ROUNDUP	2,4,5-T
1	-	-	+1	+2
2	-	-	+3	+1
3	+3	-	+1	+1
4	-	-	+2	+1
5	+3	+3	+3	+2
6	+3	-	+3	+1
7	-	+3	+2	+1
9	-	-	+1	+2
12	+3	+3	+1	+1
13	-	+3	+1	+1
14	-	-	+2	+1

- = keinerlei gerichtetes Wachstum

+ = gerichtetes Mycelwachstum

3 = leichtes Wachstum

2 = mittleres Wachstum

1 = sehr starkes Wachstum

Versuchsansatz auf Minimalmedium mit 1 % Agar ohne Malzzusatz.
Auswertung nach drei Wochen. Mittelwerte aus drei Versuchs-
sätzen.

Abb. 34: Anlockungsversuch mit Holzstückchen unterschiedlich
vorbehandelten Erlen aus der großen Versuchsanlage

Behandlungen

STAMM	KONTROLLE	MECHANISCH	ROUNDUP	2,4,5-T
1	-	-	+3	+3
2	-	-	-	-
3	-	-	-	+3
4	-	-	-	+3
5	-	-	-	+2
6	-	+3	+3	+3
7	-	-	+3	+1
9	-	-	-	-
12	+3	+3	+3	+2
13	-	-	-	+3
14	-	-	+2	+2

- = keinerlei gerichtetes Wachstum

+ = gerichtetes Mycelwachstum

3 = leichtes Wachstum

2 = mittleres Wachstum

1 = sehr starkes Wachstum

Versuchsansatz auf Minimalmedium mit 1 % Agar ohne Malzzusatz.
Auswertung nach drei Wochen. Mittelwerte aus drei Versuchsan-
sätzen.

Abb. 35: Anlockungsversuch mit Holzstückchen auf unterschiedliche Art und Weise abgetöteter Erlen im Bestand.

STAMM	B e h a n d l u n g e n			
	KONTROLLE	MECHANISCH	ROUNDUP	2,4,5-T
1	+3	+3	+3	+3
2	-	-	-	-
3	-	-	+3	+3
4	-	-	+3	+3
5	-	-	-	+3
6	-	-	+3	+1 R!
7	-	-	-	+3
9	-	+3	+3	+2
12	-	-	+3	+1
13	-	-	-	-
14	-	-	+3	+2 R!

- = keinerlei gerichtetes Wachstum

+ = gerichtetes Mycelwachstum

R! = gerichtetes Rhizomorphenwachstum

3 = leichtes Wachstum

2 = mittleres Wachstum

1 = sehr starkes Wachstum

Versuchsansatz auf Minimalmedium mit 1 % Agar ohne Malzzusatz. Auswertung nach drei Wochen. Mittelwerte aus drei Versuchsansätzen.

6. DISKUSSION

Die vorgelegte Arbeit gibt die Ergebnisse 5jährigen Experimentierens wieder (1978 - 1980 Vorversuche, 1980 - 1983 Hauptversuche). Es war beabsichtigt, eventuelle Änderungen der Krankheitsdisposition zweier bedeutender Forstpflanzen (*Picea abies* (L.) Karst. und *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) durch Behandlung mit herbiziden Wirkstoffen zu erfassen. Dies wurde in einem Freilandexperiment über künstliche Infektionen der mit Arboriziden vorbehandelten Pflanzen mit *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Quél vollzogen. Ziel war es, die Wirkung der Herbizide 2,4,5-T und Roundup (Glyphosate) auf eben diesen Parasiten aufzuzeigen. Dies geschah in einer Reihe von Laborversuchen, in deren Rahmen das Wachstum des Pilzes auf künstlichen und natürlichen Substraten unterschiedlicher Vorbehandlung und Konzentration der erwähnten Pflanzenschutzmittel untersucht wurde.

Wie die Ergebnisse des Freilandtopfversuchs mit *Picea abies* und bei abgewandelter Fragestellung mit *Alnus glutinosa* zeigen, haben sich die Behandlungen mit den beiden Arboriziden 2,4,5-T und Glyphosate auf die Stärke des Hallimaschbefalls ausgewirkt. Beide Mittel erhöhten die Infektionsrate durch *A.mellea* gegenüber den nicht vorbehandelten Kontrollpflanzen. Diese Rate liegt bei *Picea abies* für 2,4,5-T mit 69 % (Kontrolle 6 %) aber deutlich höher als bei Glyphosate mit 48 % (Kontrolle 6 %) und 42 % bei doppelter Roundupkonzentration. Ähnliche Verhältnisse konnten auch im Falle der Erle gefunden werden, wobei hier durch unterschiedliche Vorbehandlungen abgetötete Pflanzen infiziert worden waren. 2,4,5-T weist mit 65 % (Kontrolle 4 %) gegenüber 35 % (Roundup einfach) und 39 % (Roundup doppelt) einen um 30 Prozentpunkte höheren Rhizomorphenbesatz der Erlenwurzeln auf. Die Prozentsätze für die Anwesenheit von

Mycel unter der Rinde liegen bei Fichte und Erle im selben Rahmen, wenngleich auch die absoluten Werte niedriger sind. Die Untersuchungen zur direkten Wirkung der Herbizide auf den Hallimasch brachten in beiden Fällen innerhalb bestimmter Konzentrationsbereiche (10^{-4} bis 10^{-8}) eine Förderung des Mycel- und Rhizomorphenwachstums. Diese Förderung nimmt gegenüber den wirkstofffreien Kontrollnährmedien für 2,4,5-T höhere Werte an als für Roundup und die stimulierenden Konzentrationen liegen für 2,4,5-T insgesamt um eine Zehnerpotenz höher als für Glyphosate. Desweiteren kam es durch beide Herbizide bei zwei Isolaten zu einer echten Induktion der Rhizomorphenbildung.

Aus den vorliegenden Versuchsergebnissen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

- Behandlung mit den Arborizid-Wirkstoffen 2,4,5-T und Glyphosate stimulieren in bestimmten, für jedes Herbizid eigenen Konzentrationen im lebenden und im toten System das Mycel- und das Rhizomorphenwachstum und erhöhen Aggressivität und Infektionspotential einer Reihe von *Armillaria mellea*-Stämmen.
- Applikation von Herbiziden wie 2,4,5-T und Glyphosate schwächen den Wirt vermutlich in unspezifischer Weise physiologisch und verschieben damit das Wirt-Parasit-Verhältnis zugunsten des Pathogens.
- Die festgestellten Befallsunterschiede sind wohl zurückzuführen auf eine erhöhte Krankheitsbereitschaft seitens der Wirtspflanze und eine erhöhte Aktivität seitens des Erregers. Welcher der beiden Faktoren überwiegt, bleibt ungeklärt.

Für die Entwicklung und Manifestierung einer Baumkrankheit ist nicht nur die Präsenz, die Aggressivität und das vorhandene

Infektionspotential eines Erregers erforderlich; eine wesentliche Voraussetzung für eine Erkrankung liefert die Wirtspflanze selbst. Diese prinzipielle Empfänglichkeit gegenüber krankmachenden Einflüssen wird als Disposition bezeichnet, wohingegen alles, was die Widerstandsfähigkeit eines Baumes gegen Krankheitserreger respektive Schädlinge erhöht unter dem Begriff der Resistenz zusammengefaßt werden kann (GÄUMANN 1951; BUTIN 1979; Schwerdtfeger 1982). Diese beiden Aspekte, die Pathogenität des Erregers und die Krankheitsbereitschaft des Wirtes, mußten in erster Linie in die Überlegungen zur Lösung des größten technischen Problems dieser Arbeit miteinbezogen werden, nämlich in die erfolgreiche Einschleusung des Pathogens in das biologische System des Wirtes in Form künstlicher Infektionen. Solche Infektionsversuche waren seit dem Jahr 1872, in dem HARTIG an zwei von ihm künstlich mit Rhizomorphen des Hallimasch geimpften 8jährigen Kiefern das Mycel dieses Pilzes hervorgerufen und diese Pflanzen dadurch zum Absterben gebracht hatte (HARTIG 1900, 1901; BERGER 1922), wiederholt und auf mannigfache Art und Weise mit wechselndem Erfolg durchgeführt worden. Eine Übersicht über die wichtigsten in der Literatur beschriebenen Methoden wurde unter 3.2. auf Seite 107 gegeben. All diesen Versuchsanstellungen war gemeinsam, daß sie an einer vergleichsweise geringen Zahl von Versuchspflanzen und während einer relativ kurzen Versuchsdauer durchgeführt worden waren. Erfolge konnten nur erzielt werden bei der Verwendung künstlich oder natürlich infizierter Holz-, Zweig- und Wurzelsegmente als Inokula, nicht aber mit Mycel und isolierten Rhizomorphenstückchen. Als Infektionserfolg wurde in den meisten Fällen das Anheften von Rhizomorphen an den Wurzeln der Versuchspflanzen und nicht das Auftreten von Mycel unter der Rinde an Wurzel und Stamm gewertet. Nach dem heutigen Kenntnisstand über die Infektionsbiologie von *A. mellea* ist diese Anheftung von Rhizomorphen nicht mit einer erfolgreichen Infektion gleichzusetzen, so daß im weiteren Verlauf dieser Arbeit der Ausdruck "präinfektionale Phase" Verwendung finden wird.

Auf der Basis der in der Literatur beschriebenen Methoden und der damit gesammelten Erfahrungen wurde für Inokulationen eine neue Methode entwickelt und erprobt. Die sogenannte "Röhrchen-methode" wurde ebenfalls unter 3.2. (S.108) beschrieben. Sie wird den an sie gestellten Ansprüchen optimal gerecht, die für eine geglückte Infektion einer großen Zahl von Versuchspflanzen unter konstanten Bedingungen Voraussetzung sind. Die wichtigsten seien hier noch einmal kurz genannt:

- Gewährleistung eines hohen Infektionspotentials
- Standardisierbarkeit der Methode
- Simplizität in der technischen Anwendung
- problemlose Reproduzierbarkeit des Inokulums

Wie die Ergebnisse des Hauptversuchs zeigen, erfolgte der Befall der Wirtspflanzen in der Versuchsanlage mit *Picea abies* nur von den Sägemehlröhrchen und den natürlich infizierten Stubbenklötzchen aus, während die beiden anderen Infektionsmethoden in keinem einzigen Fall Hinweise auf eine erfolgreiche Infektion erbrachten. Ähnliches gilt auch für die Versuche mit Erlen, bei denen allerdings in wenigen Fällen auch künstlich und unter sterilen Bedingungen infizierte Holzklötzchen Verwendung fanden. Auffallend ist sowohl bei Fichte als auch bei Erle, daß sich eine signifikante Korrelation zwischen Art des Wirkstoffs und Herkunft des Inokulums feststellen läßt. Bei 2,4,5-T stellte das Sägemehlinokulum die stärkste Quelle des Befalls dar (Fichte 73 %, Erle 64 %), bei Glyphosate in einfacher und doppelter Konzentration war vorwiegend das natürlich bewachsene Klötzchen am Infektionsgeschehen beteiligt (Fichte 76 % und 58 %, Erle 61 % und 29 %).

Auch die Reisolierungen verliefen bei den Inokula aus Sägemehlröhrchen und natürlich infizierten Stubbenholzklötzchen besonders erfolgreich. Inokula dieser Herkunft konnten bei den stichprobenartig vorgenommenen Reisolierungen in weitaus größerem Umfang noch nach drei Jahren neue Rhizomorphen bilden als

die Impfstückchen der beiden anderen Methoden. Dies mag im Fall des Sägemehlröhrchens an dem Ausmaß und der Beschaffenheit der bei dieser Methode angebotenen Nährstoffe liegen, im Falle des natürlichen Klötzchens dürfte der dichte und durchdringende Bewuchs desselben für die enorme Vitalität verantwortlich sein. Isolierte Rhizomorphenknäuel konnten nicht mehr entdeckt und reisoliert werden, was mit früheren Befunden im Einklang steht (LAMPSON 1954; PATTON und RIKER 1959).

Im Zusammenhang mit der Besprechung der Infektionsmethoden sollten mögliche Schwachstellen der angewendeten Technik nicht unerwähnt bleiben. So konnte nicht vollständig gewährleistet werden, daß in den natürlich infizierten Klötzchen, die durch Zersägen befallener Stubben gewonnen worden waren, immer das gleiche Infektionspotential vorhanden war und es bestand im Extremfall sogar die Möglichkeit, daß unterschiedliche Isolate (Stämme) von *Armillaria mellea* bei der Inokulation zum Einsatz hätten kommen können, obwohl die Inokula auf demselben Standort und aus ein und demselben Stubben entnommen worden waren. Verschiedentlich wurde berichtet, daß manche Arten des europäischen *A.mellea*-Komplexes vergesellschaftet an demselben Wurzelstock vorkommen können (KORHONEN 1978; GUILLAUMIN 1981). Dies gilt auch für die in den Freilandexperimenten verwendeten Stämme 12 und 14, die beide der Spezies *A.bulbosa* zugehören und mit den Spezies C (*A.ostoyae* = *A.obscura*) und B (vorwiegend in Finnland gefunden) in Vergesellschaftung leben können. Einer taxonomischen Zuordnung des Pathogens eines jeden einzelnen Impfstückchens waren durch Zeit und Mittel Grenzen gesetzt. Die Röhrchenmethode barg Unzulänglichkeiten im Rahmen ihrer technischen Anwendung. Beim Inokulationsvorgang konnte nicht ausgeschlossen werden, daß methodisch bedingte Wurzelverletzungen durch den scharfen Glasrand entstanden, wobei Zahl und Schwere dieser Verletzungen dem Zufall überlassen waren. Andererseits spielen für eine

Infektion mit *A.mellea* Verletzungen der Wurzelrinde keine so bedeutende Rolle wie im Falle eines Befalls durch den Rotfäulepilz *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., da der Hallimasch auch durch gesunde Rinde einzudringen vermag. Zahlreiche Autoren beschreiben diesen Sachverhalt (DIMITRI 1969, 1978, 1982; ZYCHA 1970, 1976; v. AUFSCESS 1971).

Auch in der Beschaffenheit dieses Inokulumtyps lag ein gewisses Risiko. Wie bereits in 3.2. näher ausgeführt, stellt dieses Inokulum gewissermaßen ein Gebäck aus 2 %igem Malzagar (ME), Sägemehl, Mycel und Rhizomorphen dar und birgt in dieser Eigenschaft einen enormen Vorrat an Nährstoffen für Mikroorganismen aller Art in sich. Die Ausbringung dieses Inokulums in das unsterile Pflanzsubstrat führt zu einer drastischen Steigerung des Nährstoffangebots im Wurzelbereich der Wirtspflanze, die von den im Pflanzsubstrat lebenden Bodenmikroorganismen und Bodenpilzen mit einer erhöhten Wachstumsrate beantwortet wird. Wenn sich nun unter diesen Organismen auch solche befinden, die für *A.mellea* Antagonisten darstellen, so könnte dies unter Umständen zu einer Wachstumshemmung beim Hallimasch führen und damit auch die Infektion der Wirtspflanzen durch ihn vereiteln. Glücklicherweise scheint dies in den Versuchen der vorliegenden Arbeit nicht der Fall gewesen zu sein, wofür auch die Ergebnisse der Reisolierungen sprechen.

Die Ausbildung spezieller vegetativer Vermehrungs- und Verbreitungsorgane sowie weitere Besonderheiten seiner Biologie machen den Hallimasch zu einem schwer auszulotenden pilzlichen Erreger. Wie schon unter 2.1. ausführlich beschrieben, lebt er für gewöhnlich saprophytisch im Boden auf abgestorbenen Holzresten und kleinen Holzstückchen (RYKOWSKI 1981) und auf Stubben von hauptsächlich Laub- und seltener Nadelbäumen (SCHWERDTFEGGER 1982). Unter besonderen Umständen

wird er an lebenden Bäumen plötzlich zum Parasiten. Obwohl es vereinzelte Berichte gibt, in denen ihm die Fähigkeit attestiert wird, gesunde und vitale Wirte als Primärparasit zu infizieren und zum Absterben zu bringen (PATTON und RIKER 1959; PRONOS und PATTON 1977; KILE 1978; SHAW III 1979; SINGH 1978), darf angenommen werden, daß er als Schwäche- oder Sekundärparasit fungiert und in dieser Rolle in erster Linie Wirtspflanzen befällt, die sich durch Einwirkung bestimmter Streßfaktoren wie Schädlingsbefall, Wasser- und Nährstoffmangel, Immissionsbelastung, die Folgen waldbaulicher Fehler und Einwirkung von Pflanzenschutzmitteln bereits in einem prädisponierten Zustand befinden. Schon HARTIG (1882) hatte diesen Sachverhalt erkannt und beschrieben und seitdem wurde von vielen Autoren in unterschiedlich geographischen Räumen dieselben Zusammenhänge gefunden (SILVERBORG und GILBERTSON 1961; SWIFT 1972; COURTOIS 1973; BATRA 1974; HINTIKKA 1974; HUDAK und WELLS 1974; WARGO und HOUSTON 1974; JOHNSON, WALLIS und FORSTER 1972; GREMMEN 1976; BRASIER 1982).

Dieser Pilz weist also den Lebenszyklus eines fakultativen Parasiten auf mit einer ausgedehnten saprophytischen und einer kürzeren parasitischen Phase, was ihm im französischen Sprachraum den Beinamen "champignon caméléon" (BOULLARD 1972) eingebracht hat. Da die Kenntnisse über die Physiologie und Biochemie dieses Basidiomyceten noch spärlich sind und seine genetische Erfassung über ihr Anfangsstadium noch nicht hinausgewachsen ist, herrscht Unklarheit über die Faktoren und einen eventuellen Regelmechanismus, die die jeweilige Phase steuern, in der sich der Pilz gerade befindet. Noch ist auch unbekannt, ob es sich bei der saprophytischen und parasitischen Phase um zwei vollständig voneinander getrennte Zustände mit ganz verschiedenen physiologischen und ökologischen Abläufen handelt oder ob der Übergang zwischen den beiden Phasen eher fließend ist und nur von der An- oder Abwesenheit bestimmter stofflicher Reize

abhängt. In diesem Kontext muß die Frage nach der Aggressivität des Hallimasch und den sie bestimmenden Faktoren gesehen werden. Dazu gibt es eine Vielzahl von Arbeitshypothesen, deren Aufzählung den Rahmen dieser Diskussion sprengen würde, so daß nur einige wichtige Gedanken zu diesem Problemkomplex Erwähnung finden können.

Die Ausprägung der Aggressivität und einer daraus resultierenden Pathogenität des Hallimasch könnte auf verschiedenen Ebenen erfolgen, bedingt durch:

- genetische Faktoren (a)
- Klimafaktoren (b)
- Bodeneigenschaften (c)

(a) Die Grundlagen einer sich gerade entwickelnden Hallimaschgenetik wurden unter 2.1. und 2.2. abgehandelt. Ihre Anwendung resultierte in einer taxonomischen Bestimmung der zwölf untersuchten Isolate innerhalb des europäischen *Armillaria*-Komplexes. Durch Kreuzungstests wurden in Europa fünf unterschiedliche *Armillaria*-Arten gefunden, die sich sowohl in ihren physiologischen Leistungen und ökologischen Anpassungen als auch in ihrer Vorliebe für bestimmte Wirtsarten und ihrer Aggressivität gegenüber ihren Wirtspflanzen unterscheiden. Diese Arten wurden unter 2.1. (S. 17 ff.) beschrieben. Ihr Spektrum reicht vom typischen Saprophyten (Spezies B) über saprophytisch lebende Sekundärparasiten (Spezies A und E = *A. bulbosa*) bis zu hochpathogenen und damit auch aggressiven Arten wie Spezies C (*A. ostoyae* = *A. obscura*) und Spezies D (*A. mellea* sensu stricto). GUILLAUMIN (1981, 1982) beschreibt die Spezies D als sehr aggressiv und auf Obst- und Weingärten spezialisiert, ebenso die Spezies C, die ihrerseits auf Nadelgehölze fixiert ist und als sehr aggressiver Hallimaschstamm ernste Schäden in Kiefernbeständen verursachen kann. Ähnliche Unterschiede zwischen verschiedenen Isolaten von *Armillaria* wurden auch schon früher

aufgezeigt (CHILDS und ZELLER 1929; VAN VLOTEN 1936; BLISS 1946; RAABE 1955, 1967, 1972). Nebenbei bemerkt erklärt die Existenz unterschiedlicher biologischer Arten und Rassen des Hallimasch widersprüchliche Untersuchungsergebnisse, die im Laufe vieler Jahre gewonnen wurden.

(b) Es gibt Theorien, denen zufolge Umweltfaktoren wie die Temperatur, klimatologische Verhältnisse, Feuchtigkeit und neuerdings auch Immissionen bei der Determinierung der Aggressivität eine beachtliche Rolle spielen sollen (LANG 1977; KOWALSKI 1981; LAURENCE 1981). Zur genauen Beurteilung der zuletzt genannten Ursache liegen allerdings noch zu wenige Informationen vor.

(c) Die Mehrzahl der Autoren jedoch, die mit *A. mellea* gearbeitet haben, neigen zu der Ansicht, daß es vor allem Bodenfaktoren wie Bodenfeuchtigkeit, -temperatur, pH-Wert, Bodenart und Nährstoffverhältnisse sind, welche den Grad der Aggressivität entscheidend beeinflussen, eine Meinung, der sich auch der Autor der vorliegenden Arbeit anschließt. Die Vermehrung und Verbreitung des Hallimasch erfolgt in erster Linie durch spezielle vegetative Organe, die Rhizomorphen, wohingegen Sporen eine untergeordnete Rolle spielen. Auch die Infektion einer Wirtspflanze erfolgt über die Rhizomorphen und so muß der Bildung und dem Wachstum dieser Erscheinungsform besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Es wurde immer wieder berichtet, daß nach Dürrejahre wie 1900, 1904, 1911, 1947 und 1949 große Kalamitäten durch den Hallimasch zu verzeichnen waren (RECHLEBA 1915; SCHWERTFEGGER 1982). Neben der Erhöhung der Anfälligkeit der Wirtspflanzen führt eine ausdauernde Trockenheit in Dürrejahre zum Aufreißen der Rhizomorphrinde und in nachfolgenden feuchteren Jahren zu einem verstärkten Austrieb von Seitenrhizomorphen an den Wundstellen und damit zu einer drastischen Steigerung des Infektionspotentials (REITSMA 1932; MORRISON 1976; MAŇKA 1978). Anderen

Untersuchungen zufolge ist eine gute Nährstoffversorgung ausschlaggebend für das Ausmaß des Infektionsvermögens des Hallimasch (GARRAWAY 1972; PATTON 1977; GRAMSS 1983). Auf Grund der zahlreichen Resultate seiner Experimente mit *A.mellea* kommt RYKOWSKI (1978, 1981) zu dem Schluß, daß die Aggressivität dieses Parasiten mit der Fähigkeit zur Bildung von Rhizomorphen in engem Zusammenhang steht und daß diese Fähigkeit allein von Bodenfaktoren, vornehmlich von dem Gehalt an Nährstoffen abhängt. Dabei spielt es keine Rolle, ob die Nährstoffe in gelöster und mikrobiell aufbereiteter Form vorliegen oder ob er sie sich saprophytisch durch den Abbau von Stubben oder kleinen, im Waldboden überall vorkommenden Holzstückchen aufschließen muß. Für diese Hypothese spricht auch der immer wieder beobachtete Sachverhalt, daß neuaufgeforstete Nadelholzbestände auf ehemaligen Laubholzbeständen von Buche und Eiche durch Hallimaschbefall enorm gefährdet sind, da in den vermodernden Reservestoffreichen Laubholzstubben der Pilz sehr lange Überleben kann und infolge guter Ernährung eine hohe Aggressivität erreicht (BEVERIDGE 1972; REDFERN 1973; BOULLARD 1975; ROSNEV und TSANOVA 1976). Daneben ist gleichfalls dem pH-Wert eine Beteiligung an der Entstehung des Infektionsvermögens nicht abzusprechen (LISI 1939; MORRISON 1973, 1974; MAŃKA 1978; RYKOWSKI 1978).

Unter diesem Gesichtspunkt wurde dem Hauptversuch eine größere Zahl von Versuchen vorangestellt, die allein den Zweck verfolgten, aus den 12 zur Verfügung stehenden Isolaten die für die Freilandinokulationen hinsichtlich ihrer Aggressivität am besten geeigneten zu ermitteln. Dabei galt besondere Aufmerksamkeit der Bildung und dem Wachstum von Rhizomorphen unter unterschiedlichen Umweltbedingungen und auf verschiedenen Nährböden. Die Ergebnisse wurden auf den Seiten 95ff. zusammengefaßt und besprochen.

Das Verhalten der einzelnen Isolate in den zahlreichen Vorversuchen erlaubte eine Klassifizierung in vitale und weniger vitale *Armillaria*-Stämme. Als vital wurden Stämme bezeichnet, die trotz unterschiedlicher Nährböden und verschiedener Umwelteinflüsse immer wieder eine hohe Bildungsrate für Rhizomorphen aufwiesen. Die Entwicklung von Rhizomorphen setzt neben der Anwesenheit bestimmter Nährstoffe im Medium vor allem die Fähigkeit des Pilzes voraus, diese auch in ausreichendem Umfang aufzuschließen und verwerten zu können. Dies traf bei den untersuchten Isolaten in erster Linie für die Stämme 9b und 14 und in abgeschwächter Form für die Stämme 12 und 6 zu. Alle diese Isolate konnten der Spezies *A.bulbosa* zugeordnet werden. Als wachstumsträge und wenig geneigt, Rhizomorphen zu bilden, erwiesen sich die Stämme 7 und 3, die zur Art *A.mellea* sensu stricto bzw. *A.ostoyae* gehörig identifiziert werden konnten. Die anderen Isolate waren auf Grund ihres Kulturverhaltens in der Mitte der Vitalitätsskala anzusiedeln. Die Entscheidung zugunsten der Isolate 9 und 14 als Inokulationsstämme für die Freilandversuche erfolgte aus Gründen ihrer hohen Vitalität, ihrer Herkunft von Standorten aktivsten pathologischen Geschehens und der Art ihres Rhizomorphenwachstums. In den Vorversuchen hatten sie sich durchwegs als starke Rhizomorphenbildner ausgezeichnet, wobei sehr viele kleine und weitverzweigte Rhizomorphen mit wachsenden Spitzen gebildet worden waren. Diese Spitzen sind nach RYKOWSKI (1978, 1981) die eigentlichen Vektoren einer Hallimaschininfektion und ihre Anzahl in einer Volumeneinheit der Rhizosphäre bestimmt das Infektionspotential eines Standortes. Die beiden Isolate entstammen ökologisch gleichartigen Standorten, sogenannten Flußbäumen, auf denen sie maßgeblich am Absterben von Spitzahorn (*Acer platanoides* L.) beteiligt waren (GRAF 1982). Es bestand somit die Chance, zwei Stämme zur Infektion verwenden zu können, bei denen die Existenz einer parasitischen Phase als gesichert zu gelten

hatte. Die Ergebnisse der Freilandinfektionen sprechen für die Richtigkeit der getroffenen Auswahl. Sowohl bei Fichte als auch bei Erle konnte an den geschwächten Pflanzen eine große Anzahl an Infektionen nachgewiesen werden.

So einleuchtend die diskutierten Hypothesen über das Zustandekommen der Aggressivität des Hallimasch auch sind, sie berücksichtigen sicherlich nur einen Teil der dafür verantwortlichen Aspekte. Vermutlich resultiert die Angriffsbereitschaft eines Pilzes wie *A.mellea* aus einem Zusammenwirken vieler Faktoren, zu denen neben genetischen, edaphischen und umweltbedingten Gesichtspunkten auch Begriffe eine Rolle spielen wie Konkurrenz, Allelopathie, Antagonismus, Synergismus, sekundäre Pflanzenstoffe (RICHARD 1971; ODURO 1975) und eine jahreszeitliche Periodik (RVPÁČEK 1966, ONO 1970). In jüngster Zeit konnte ferner nachgewiesen werden, daß auch die Anwendung bestimmter Herbizide im Rahmen der forstlichen Unkrautbekämpfung und Bestandespflege die Aggressivität und Pathogenität des Hallimasch zu erhöhen, wenn nicht gar erst hervorzurufen vermag.

Für die Entstehung einer Infektion ist von Seiten der Wirtspflanze eine gewisse Krankheitsbereitschaft erforderlich. Diese wird auch als Disposition bezeichnet. Faktoren, die eine Erhöhung der Disposition verursachen können, sind unter anderem Wassermangel, Nährstoffmangel, Frosteinwirkung, hohe Temperaturen, mechanische Verletzungen, Standortveränderungen, Lichtmangel, Änderungen der Bodeneigenschaften, des Sauerstoff- und des Kohlensäuregehaltes in der Luft und im Boden sowie Luftverunreinigungen und waldbauliche Fehlentscheidungen. Diese Einflüsse rufen im Wirt Effekte hervor, die zu einer verringerten Abwehrbereitschaft gegen Krankheitserreger führen, wie z.B. der Verlust der Fähigkeit zur Bildung von sekundären Abschlußgeweben, von Harz, von

toxischen Substanzen wie Phenolen und von bestimmten Enzymen wie Chitinasen und Glucanasen, die die Zellwände pilzlicher Erreger aufzulösen vermögen (WARGO 1974). WARGO (1972) berichtet von einer durch Insektenbefall verursachten Entlaubung bei Zuckerahorn (*Acer saccharum* Marsh.), die mit einer signifikanten Abnahme des Stärkegehalts in den Wurzeln und einer Zunahme des Gehalts von Glukose und Fruktose in den äußeren Wurzelholzbereichen, nicht aber in der Wurzelrinde verbunden war und intensivsten Hallimaschbefall nach sich zog. Extrakte der äußeren Wurzelholzbereiche stimulierten das Wachstum von *A.mellea* in Reinkultur. Aus früheren Arbeiten weiß man, daß Glukose und Fruktose ausgezeichnete Kohlenstoffquellen für das Rhizomorphenwachstum von *A.mellea* unter Laborbedingungen sind (WEINHOLD und GARRAWAY 1966).

Veränderungen der Krankheitsdisposition von Wirtspflanzen können auch durch den Einsatz von Chemikalien im Rahmen des Pflanzenschutzes verursacht werden. Herbizide wie 2,4,5-T und Glyphosate, die im Forstbereich zur Bestandes- und Jungwuchspflege verwendet werden, zeigen außer den beabsichtigten Effekten auch unerwünschte Nebenwirkungen und führen zu mannigfachen sichtbaren und unsichtbaren Schäden an den zu schützenden Forstpflanzen selbst. Die Skala reicht von Nadel- und Blattbräunungen, Mißbildungen an Trieben und Blättern, Wachstumsdepressionen bis zur Bildung von Johannistrieben, Entstehung von Rindennekrosen, Austriebsstörungen und eben der Veränderung der Krankheitsdisposition (SCHÜTT 1974). Über eine Hemmung der Stoffwechselvorgänge sowie einer Minderproduktion von Reserve- und Abwehrstoffen führen diese Nebenwirkungen schließlich zu einer spezifischen oder unspezifischen Schwächung des Wirtes und ermöglichen aggressiven Erregern, vor allem Sekundärparasiten wie dem Hallimasch den Zutritt (Infektion) und die Ausbreitung (Generalisation) in

der Wirtspflanze. Nebenwirkungen auf Forstpflanzen wie oben aufgeführt wurden sowohl für substituierte Phenoxylfettsäuren ("Wuchsstoffherbizide") wie 2,4,5-T (SASAKI 1967; WU 1971, 1972; FIELD und PEEL 1971; NEWTON 1973; NEELY 1974; ELIASON 1972; OLBERG-KALLFASS 1977; GRATKOWSKI 1977, 1978; ILOBA 1978; MICHAEL 1980; COSTONIS 1983) als auch für Glyphosate beobachtet und beschrieben (LUND-HØIE 1975, 1976, 1979, 1983; OLBERG-KALLFASS 1977; ROEDIGER 1978; KELLER 1980; HORSLEY 1982; WENDEL und KOCHENDERFER 1982).

Die Behandlung der großen Fichtenanlage mit dem Wuchsstoffherbizid 2,4,5-T bestätigte die schon oft vorgefundenen Symptome der Herbizidwirkung. Das Jahr 1980 war gekennzeichnet durch einen sehr späten Wintereinbruch im April und einen fast nahtlos sich daran anschließenden Sommerbeginn, so daß zum Zeitpunkt der Herbizidapplikation der Austrieb noch nicht abgeschlossen war. Dieser Sachverhalt und die Tatsache, daß etwa vier Stunden nach Ausbringung des Herbizids heftiger Gewitterregen einsetzte und das im Überkopfsprühverfahren applizierte Herbizid womöglich in den Topf eingewaschen wurde und dort in einer relativ hohen Konzentration für längere Zeit persistierte, waren vermutlich die Ursache für die Veränderungen, die an den Wirtspflanzen beobachtet werden konnten (AVLING 1978; COUPLAND und CASELEY 1978; GRESSHOFF 1979; COLE, DODGE und CASELEY 1980). Anwelken und Herabhängenlassen der jungen Triebe, Nadelstauchungen, Braunfleckigkeit der Nadeln bis hin zur vollständigen Chlorose waren ebenso häufig zu finden wie Triebdeformationen in Form von Schlingelwuchs und Verdickungen der Jungtriebe. Nicht inokulierte Versuchspflanzen erholten sich mit zunehmender Versuchsdauer, während die infizierten Individuen zu Versuchsende zum großen Teil abgestorben waren.

Das Verhältnis der Absterbequoten von Kontrolle : Herbizid : Hallimasch : Herbizid und Hallimasch betrug für 2,4,5-T (%) 0 : 19 : 0 : 81 und für Glyphosate in einfacher Konzentration (%) 0 : 25 : 0 : 67.

Diese Werte lassen die dispositionsfördernde Wirkung der getesteten Arborizide deutlich erkennen. Beide Wirkstoffe begünstigten den Befall der Versuchspflanzen durch den Hallimasch, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß. Eine weitere Bestätigung für die Richtigkeit dieser Annahme konnte in den Anheftungsquoten der Rhizomorphen bei den einzelnen Behandlungen gefunden werden. Gegenüber den Kontrollpflanzen (6 %) wiesen sowohl 2,4,5-T-behandelte Versuchspflanzen (69 %) als auch Glyphosate-behandelte (48 %) erhöhte Anheftungsraten auf. Ein ähnlicher Trend konnte auch hinsichtlich der Anwesenheit von Mycel unter der Rinde beobachtet werden. Die Behandlung der Erlen mit einfacher und doppelter Konzentration Glyphosate und einfacher Konzentration von 2,4,5-T hatte das Absterben aller Versuchspflanzen zur Folge.

Der Vergleich der Ergebnisse der kleinen und der großen Versuchsanlage mit Fichten zeigt eine Abhängigkeit der durch Herbizidapplikation verursachten Schäden an Forstpflanzen vom Zeitpunkt der Ausbringung des Mittels. Zum Abschluß der Vegetationsperiode sind die jungen Koniferen wesentlich widerstandsfähiger gegenüber Herbiziden als zur Zeit des Austriebs und eine gewisse Zeit danach, in der die Nadeln der jungen Triebe noch sehr empfindlich sind. Man spricht in diesem Zusammenhang von einer Phasendisposition der Wirtspflanzen bezüglich der Empfindlichkeit gegenüber Herbiziden zu verschiedenen Zeitpunkten der Vegetationsperiode. Seit einigen Jahren gibt es Bemühungen, sich dieses Prinzip bei der chemischen Läuterung zunutze zu machen und diese auch auf Nadelhölzer auszudehnen (OLBERG-KALLFASS 1977). In Dänemark und der DDR werden seit einiger Zeit 2,4,5-T-Ester mit befriedigendem Erfolg in jungen Kiefernbeständen mit Brusthöhendurchmessern unter 10 cm eingesetzt. Bäume stärkerer Di-

mensionen reagieren jedoch nur unzureichend, heißt es lakonisch (HUSS 1969, 1970, 1975; BRENØE 1973; LANZ 1975; BERGMANN und TEMPLIN 1976). Ein mit dem 2,4,5-T nahe verwandtes Wuchsstoffherbizid, das MCPA, ebenfalls ein Derivat der Phenoxycarbonsäure, wurde zur Läuterung von Lärche, Fichte und Kiefer zugelassen und wirkt einem Bericht zufolge (KARNER und KLIEFOTH 1972) auf Fichte das ganze Jahr hindurch sicher, mit Ausnahme der Applikationstermine September und Oktober. Dies deckt sich völlig mit den Resultaten der in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Experimente.

Neben einer Veränderung der Wirtspflanzendisposition beeinflusst eine Herbizidbehandlung möglicherweise auch die Pathogenität des Erregers, vorausgesetzt er kommt mit dem Herbizid in unmittelbarem Kontakt. Im günstigsten Fall würde diese geschwächt, was eine Abnahme des Infektionsdruckes zur Folge hätte. Beispiele hierfür wurden wiederholt angeführt (BEVER und SLIFE 1948; KÖHLER 1955; MILLIKAN und FIELDS 1964; SHENNAN und FLETCHER 1965; RODRIGUEZ-KABANA 1966; HEITEFUSS 1970; REXRODE, TRUE und JONES 1971; PALL und BOBES 1974; ILOBA 1978; DU, DAVIDSON und ROTHWEILL 1978; PAESCHKE und HEITEFUSS 1978; WERNER, LYR und CASPERSON 1978; HARRIS und GROSSBARD 1979; GROSSBARD und WINGFIELD 1982; STEDMAN 1982; MCINTOSH, MCFARLANE, CHAMBERLAIN und DAWSON 1983). Die weitestgehend größere Anzahl von Autoren aber berichtet von einer Stimulierung des Wachstums und der Sporenkeimung bei pflanzenpathogenen Erregern. Dies konnte auch in der vorliegenden Arbeit für *Armillaria mellea* am Beispiel der Herbizide 2,4,5-T und Glyphosate gezeigt werden.

Das in vitro-Wachstum des Hallimasch in Malzagarmedien, die mit den Herbiziden in steigender Konzentration versetzt worden waren, zeigten sowohl für 2,4,5-T als auch für Glyphosate

eine Stimulierung des Mycelwachstums und der Rhizomorphenbildung. Die fördernden Herbizidmengen lagen für 2,4,5-T stammspezifisch zwischen 2 µg/ml und 1120 µg/ml mit einer maximalen Stimulierung bei durchschnittlich 50 µg/ml bis 100 µg/ml. Die Bildung von Rhizomorphen wurde in denselben Konzentrationsbereichen begünstigt und der Durchschnittswert der maximalen Förderung lag ebenfalls um die 100 µg/ml. Bei den einzelnen Isolaten konnte zwischen ihrer taxonomischen Stellung und der Herbizidwirkung keine Korrelation festgestellt werden. Bei zwei Stämmen (Stamm 7 = *A.mellea* sensu stricto und Stamm 12 = *A.bulbosa*), die in vitro auf üblichen Medien nur Mycelwachstum in geringem Umfang zeigten, induzierten 2,4,5-T-Gaben zwischen 10 µg/ml und 3000 µg/ml die Bildung von Rhizomorphen mit maximaler Rhizomorphenentwicklung bei 1200 µg/ml. Herbizidmengen über 20 mg/ml hemmten Mycel- und Rhizomorphenwachstum vollständig, Werte unter 1 µg/ml zeigten keinerlei Wirkung gegenüber den Kontrollen ohne Herbizidzusatz. Diese Ergebnisse decken sich mit den Resultaten aus früheren Versuchen (WAGNER 1955; V. WITSCH 1959; ANDRUSZEWSKA 1973; PRONOS 1977; PRONOS und PATTON 1979). WAGNER (1955) und WITSCH (1959) konnten zeigen, daß Phenoxyessigsäurederivate wie 2,4-D und MCPA, enge Verwandte des 2,4,5-T, noch in Konzentrationen von mehr als 10^{-3} % (16,6 mg/l) das Mycelwachstum von Pilzen wie *Alternaria* begünstigten. PRONOS und PATTON (1959) erzielten bei *A.mellea* eine Stimulierung des Rhizomorphenwachstums durch Gaben von 2,4-D und 2,4,5-T in der Größenordnung 10 bis 250 µg/ml mit 100 µg/ml als aktivste Konzentration. GARRAWAY (1975) führt aus, daß Auxin und auxinähnliche Verbindungen, die hinsichtlich ihrer Funktion in der Regulierung des Pflanzenwuchses den synthetischen Pflanzenwuchsstoffen sehr ähnlich sind, das Rhizomorphenwachstum des Hallimasch im Bereich von 10 bis 40 µg/ml fördern. Der Versuchsansatz mit steigenden Konzentrationen des Herbizids Glyphosate (Roundup) erbrachte gleichermaßen eine Wachstumsstimulierung sämtlicher unter-

suchten Isolate von *A.mellea*, wenngleich diese auch nicht so ansehnlich wie bei 2,4,5-T ausfiel. Die fördernden Mengen betrugen 0,2 µg/ml bis 115 µg/ml mit maximalen Werten bei 5 µg/ml für Mycel- und Rhizomorphenwachstum. Die vergleichsweise geringen Wirkstoffmengen gegenüber dem 2,4,5-T erklären sich aus einer anderen Charakteristik dieses Herbizids. Bei Glyphosate hemmten bereits Konzentrationen ab 500 µg/ml, während Minimalmengen von 0,2 µg/ml immer noch eine leichte Stimulierung zur Folge hatten. Der Anreiz zur Rhizomorphenbildung war gegenüber 2,4,5-T jedoch geringer und bei Stamm 3 und Stamm 5, beides *A.ostoyae* = *A.obscura*, kam es zu einer Hemmung der Rhizomorphenentwicklung. Inwieweit dies ein stammspezifisches Verhalten darstellte, konnte nicht beurteilt werden, weil dazu ein umfangreicheres Versuchsprogramm nötig gewesen wäre. Wie auch 2,4,5-T induzierte Glyphosate die Bildung von Rhizomorphen bei den Isolaten 7 und 12 ganz erheblich. Für Glyphosate, das im Unterschied zu den Wuchsstoffherbiziden mit bald dreissigjähriger Anwendungszeit erst seit einigen Jahren zur Verfügung steht, gibt es noch kaum Untersuchungsergebnisse über seine Wirkungen auf phytopathogene Pilze im land- und forstwirtschaftlichen Bereich. Erste Ergebnisse liegen vor für *Rhynchosporium*, *Colletotrichum*, *Phomopsis* und *Septoria nodorum* (HARRIS und GROSSBARD 1979; CERKAUSKAS 1983; STEDMAN 1982), aber die unterschiedlichen Denkansätze bei der Versuchskonzeption und die verschiedenen Bedingungen, unter denen die Experimente durchgeführt wurden, lassen eine Verallgemeinerung der meist nur punktuell gewonnenen Ergebnisse kaum zu. Es zeichnen sich aber Tendenzen ab, welche durch die Resultate der vorliegenden Arbeit bekräftigt werden. Über hemmende Einflüsse von Glyphosate auf Wachstum und Sporenbildung verschiedener Erreger berichten GROSSBARD und WINGFIELD (1977), STEDMAN (1982) und HARRIS und GROSSBARD (1979). Wachstumsstimulierungen und der Sporenbildung förderliche Effekte wurden für Glyphosate und 2,4,5-T von einer Reihe anderer Autoren beob-

achtet (PETRIE 1973; OKA 1976; HODGES 1977; GROSSBARD und HARRIS 1981; CERKAUSKAS 1983).

Die Ergebnisse der Bewachungsversuche auf Stammscheiben, auf Sägemehl von Wurzelholz und auf Wurzelrindenstückchen von Erlen, die teils durch 2,4,5-T und Glyphosate, teils mechanisch abgetötet worden waren, zeugen von einer deutlichen Bevorzugung der herbizidbehandelten Substrattypen gegenüber den mechanisch abgetöteten und den frisch gewonnenen, als Kontrolle dienenden Erlenholzsubstraten. Für 2,4,5-T ist dies unter Umständen zu verstehen, wenn man berücksichtigt, daß 2,4,5-T und verwandte Verbindungen in Pflanzen viele biochemische Veränderungen verursachen, so zum Beispiel im Kohlenhydratstoffwechsel, bei dem eine starke Abnahme der Stärke verbunden mit einer Zunahme von Mono- und Disacchariden zu beobachten ist. Bei diesem Vorgang wird die Stärke der Speicherorgane in kleinere Molekülbau- steine zerlegt, in Gestalt des "Transportzuckers" Saccharose mit dem Phloemsaft zum Ort des Verbrauchs transportiert, um dort enzymatisch in Hexosen respektive deren stoffwechselaktive, phosphorylierte Formen überführt zu werden. Das jeweilige Reaktionsausmaß der Pflanze hängt ab vom Zeitpunkt und Umfang der Herbizidapplikation. Die im Siebröhrensaft enthaltenen Mono- und Disaccharide sowie Zuckeralkohole sind für das Wachstum des Hallimasch und die Bildung seiner Rhizomorphen hervorragende Kohlenstoffquellen (GARRAWAY 1967; WEINHOLD und GARRAWAY 1966; GARRAWAY und WEINHOLD 1967, 1968), was die verstärkte Rhizomorphenbildung auf Rindenstückchen mit ihrem hohen Gehalt an Phloemsaftbestandteilen erklären könnte. Wie bereits erwähnt, fand WARGO (1972) und WARGO und HOUSTON (1974) bei manuell oder durch Insektenbefall entlaubten Zuckerahornbäumen ähnliche Verhältnisse hinsichtlich Kohlenhydratstoffwechsel und Hallimaschbefall vor.

Unter diesem Blickwinkel müssen auch die Ergebnisse des Freilandversuchs mit Erlen gesehen werden. Junge Erlen, die durch Behandlung mit 2,4,5-T, Glyphosate oder durch Abschneiden und Ringelung zum Absterben gebracht worden waren, zeigten nach Inokulation mit dem Hallimasch erhebliche Unterschiede im Rhizomorphenbesatz und Vermorschungsgrad. Herbizidbehandelte Erlen überlebten die Überkopfbehandlung in keinem einzigen Fall nach einem Jahr, wohingegen geringelte Individuen immerhin zu einem Prozentsatz von 30 % noch einmal ausgetrieben hatten und noch als lebend zu betrachten waren. Erst im darauffolgenden zweiten Jahr nach der Behandlung waren auch hier alle Pflanzen abgestorben. Beobachtungen ähnlicher Art wurden von REDFERN (1968) und BUTIN (1981) beschrieben. Mit dem Wuchsstoffherbizid behandelte Bäume wiesen in puncto Rhizomorphen- und Mycelbesatz unter der Rinde die höchsten Werte auf, gefolgt von Glyphosate in einfacher Konzentration, doppelter Konzentration und schließlich mechanischer Abtötung. Erstaunlicherweise überlebte ein Viertel der geringelten und inokulierten Versuchspflanzen den Versuch, wohingegen die nicht infizierten und nur mechanisch geschädigten Erlen zu Versuchsende vollends ausgefallen waren. Dieses Ergebnis ist schwer zu deuten.

Die in der Erlenanlage gemachten Erfahrungen bekräftigen die Ergebnisse früherer Untersuchungen, denenzufolge die chemische Läuterung im Bestand und die Behandlung von Laubholzstubben mit Chlorophenoxyherbiziden vor Wiederaufforstung mit Koniferen das Wachstum von *A.mellea* oder seinen Vorläufern in der Pilzsukzession wie *Chondrostereum purpureum* begünstigt (REDFERN 1968, RISHBETH 1970, 1972, 1976; PRONOS und PATTON 1977, 1978, 1979; RAYNER 1978; MEYER 1974; BUTIN 1981). SCHÜTT et al. (1978) konnten zeigen, daß auf den Stöcken chemisch behandelte Erlen (2,4,5-T) 2 - 6 Jahre nach der Entnahme der Hallimasch mehr und besser entwickelte Rhizomorphen ausbildete als

auf den mechanisch abgetöteten. Obwohl die Entnahme auf mechanischem Wege und die Applikation von 2,4,5-T sich in bezug auf den Prozentsatz der von *Armillaria* besiedelten Stöcke nicht unterschieden, so wurden doch die Häufigkeit und die Intensität der Rhizomorphenbildung nach 2,4,5-T so eindeutig gefördert, daß die Anwendung von Tormona eine zusätzliche Gefährdung darstellte. Die Applikation von 2,4,5-T scheint nicht die Besiedelung der toten Stöcke zu begünstigen, sondern die Entwicklung des Pilzes im Holz der dergestalt behandelten Bäume. In einer weiteren Untersuchung konnte SCHÜTT (1979) ähnliche Ergebnisse auch für das Herbizid Krenite bei Erlen erzielen. Die Resultate dieser Erhebung zeigten einen noch deutlicheren Unterschied zwischen mechanischer und chemischer Behandlung, denn die Applikation von 2,4,5-T und Krenite erhöhte das Auftreten von Bäumen mit Rhizomorphen gegenüber dem Zurückschneiden um das Zehnfache. Diese Ergebnisse lassen in Verbindung mit den Resultaten aus den Bewachungs- und Konzentrationsreihenversuchen der vorliegenden Arbeit den Schluß zu, daß die arborizide Wirkung der chemischen Präparate nicht nur die *H a l l i m a s c h - b e s i e d e l u n g* ermöglichte, sondern vielmehr auch die *H a l l i m a s c h e n t w i c k l u n g* begünstigte.

Wenn in den vorangegangenen Ausführungen das Schwergewicht der Diskussion hauptsächlich auf der Behandlung mit dem Wuchsstoffherbizid lag, so rührt das daher, daß Glyphosate ein noch relativ "junges" Herbizid ist und die Ergebnisse dieser Arbeit mit zu den ersten zählen, die im Zusammenhang mit dem forstlichen Einsatz von Glyphosate und den möglichen Nebenwirkungen auf phytopathogene Pilze in Labor- und Freilandexperimenten gewonnen werden konnten. Die Wirkungsweise und Charakteristik dieses Herbizids ist von ganz anderer Natur als die der Wuchsstoffherbizide. Mit Glyphosate N-Phosphonomethyl)-Glycin wurde 1971 erstmals ein Phosphorsäure-

Derivat als Versuchsherbizid eingeführt (BAIRD, UPCHURCH, HOMESLEY und FRANZ 1971). Als Isopropylaminsalz wird es heute als schnell abbaubares, nicht selektives Herbizid verwendet (BÜCHEL 1977). Es ist nur wirksam bei Blattapplikation und darauffolgender Translokation in die Wurzeln und schon die geringfügigste chemische Änderung bedeutet einen Verlust seiner biologischen Aktivität (FRANZ 1978). Über den Stoffwechselweg des Glyphosate in Pflanzen gibt es keine klaren Vorstellungen, die Verbindung scheint ziemlich stabil zu sein. Seine Wirkungsweise wurde von verschiedenen Autoren untersucht (JAWORSKI 1972; SPRANKLE, MEGGITT und PENNER 1975; GOTTRUP, O'SULLIVAN und VANDEN BORN 1976; WYRILL III und BURNSIDE 1976; COLE, DODGE und CASELEY 1980; KILLMER, WIDHOLM und SLIFE 1981; COLE 1982, 1983). Die zur Zeit am meisten einleuchtende Hypothese beschreibt Glyphosate als einen spezifischen Hemmstoff des Shikimisäure-Wegs, wodurch die Bildung der essentiellen, aromatischen Aminosäuren Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan unterbunden wird. Zusätzlich kommt es zu einer oxidativen Zerstörung der Indol-3-Essigsäure (IES, Auxin) und der kompetitiven Hemmung der Bildung von 5-Amino-läxvulin-säure einer Chlorophyllvorstufe (HOLLÄNDER und AMRHEIN 1980; AMRHEIN, DEUS, GEHRKE und STEINRÜCKEN 1980; KITCHEN, WITT und RIECK 1981). Der Abbau von Glyphosate und seines Hauptmetaboliten Aminomethylphosphonsäure im Boden erfolgt durch Mikroorganismen in relativ kurzer Zeit mit einer Halbwertszeit von weniger als 60 Tagen (MONSANTO-Roundup-Herbicide Bulletin 1982).

Über hemmende Einflüsse auf Wachstumsvorgänge bei phytopathogenen Pilzen berichten GROSSBARD und WINGFIELD (1982) und STEDMAN (1982). HARRIS und GROSSBARD (1979) konnte bei *Septoria nodorum*, dem Erreger der Spelzenbräune des Weizens, eine Reduktion der Wachstumsrate und der Sporenbildung um

50 - 90 % registrieren. Andere Autoren beschreiben dagegen Stimulierungseffekte bei pathogenen Bakterien und Pilzen (KEEN, HOLLIDAY und YOSHIKAWA 1982; HOLLIDAY und KEEN 1982). Optimale Fruchtkörperbildung bei *Colletotrichum truncatum* (Schw.) Andrus & Moore, dem Erreger der Sojabohnen-Blattfleckenkrankheit (Anthraknose), und bei *Phomopsis* spp. wurden von CERKAUSKAS (1983) festgehalten.

Die stimulierende Wirkung von Glyphosate auf den Hallimasch und andere Pathogene ist im Gegensatz zu den Wuchsstoffherbiziden mit hormonellem Charakter Überraschend, wird doch die Bildung der wichtigen essentiellen Aminosäuren Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan gehemmt. Alle z.B. Tryptophan-synthetisierenden Organismen, darunter auch die Pilze, brauchen dazu als Grundverbindung die Chorisminsäure. Deren Bildung aber aus Shikimisäure im Shikimisäureweg, einem Stoffwechselschema zur Biosynthese aromatischer Ringsysteme, wird durch Glyphosate gehemmt. (GRIFFIN 1981). Eine Möglichkeit, diese Stimulierung aber trotzdem verständlich zu machen, bietet die "Arndt-Schulz-Hypothese" (SCHULZ 1888; WIEDMAN und APPLEBY 1972). Die Hypothese, daß alle Gifte in kleinsten Mengen stimulierend wirken, wurde zuerst von SCHULZ (1888) aufgestellt und ist heute die Basis für die Arndt-Schulz-Hypothese (LUCKEY 1959). SOUTHAM und EHRLICH (1943) führten den Begriff "Hormesis" ein, der den Stimulierungseffekt von unter der Hemmschwelle liegenden Konzentrationen eines jeden Giftes auf jedweden Organismus kennzeichnen sollte. WIEDMAN und APPLEBY (1972) konnten die Gültigkeit dieser Hypothese für eine größere Anzahl verschiedenartiger Herbizide zeigen, welche in subletaler Dosis unabhängig von ihrer Wirkungscharakteristik das Pflanzenwachstum stimulierten, ohne die physiologischen Hintergründe dieser Stimulierungen transparent machen zu können. Es ist nicht einzusehen, warum dieses Naturprinzip nicht auch für die Wechselwirkungen zwi-

schen pathogenen Pilzen und Herbiziden Gültigkeit besitzen sollte. Auf dieser Basis würde die Förderung des Rhizomorphenwachstums von *A.mellea* durch vergleichsweise geringe Konzentrationen von Glyphosate ($0,2 \mu\text{g/ml}$ bis $5 \mu\text{g/ml}$) plausibel werden.

In einem weiteren Laborversuch konnte ein gerichtetes Wachstum von *A.mellea* in Richtung von Holzklötzchen erzielt werden, die von auf verschiedene Art und Weise abgetöteten Erle und Fichten des Freilandversuchs stammten. Das gerichtete Wachstum erfolgte dabei in erster Linie mit Kurs auf die Holzstückchen aus herbizidbehandelten Bäumen. In der Mehrzahl der Fälle handelte es sich dabei um die Ausbildung eines Luftmycels, welches über eine schmale Wachstumsfront mit dem Substratscheibchen Kontakt aufnehmend in Rhizomorphenwachstum überging. Diese Tendenz war bei der Wirtsart Erle stärker als bei Fichte. Bei den Stämmen 6 und 14, beide der Spezies *A.bulbosa* zuzuordnen, erfolgte das gerichtete Wachstum direkt über Rhizomorphen. Die Ergebnisse dieses und der vorangegangenen Experimente lassen die Schlußfolgerung zu, daß das Holz herbizidbehandelter Bäume für den Hallimasch attraktiver ist als frisches Holz und das mechanisch entnommener Bäume. Diese Attraktivität findet ihren Ausdruck vermutlich in der Existenz bestimmter für den Hallimasch nützlicher Substanzen, die in das umgehende Agarmedium diffundieren. Da das Agarmedium keinerlei Nährstoffe in Form von Malz enthält, wächst der Hallimasch, sofern er überhaupt sein Inokulum verläßt, entlang eines Konzentrationsgradienten auf das diesen aufbauende Holzklötzchen zu. En bloc gesehen ist die Anziehungskraft mit 2,4,5-T behandelter Substratklötzchen durchwegs um eine Stufe der Bewachungsskala höher angesiedelt als diejenige mit Glyphosate vorbehandelten Klötzchen. Die Identität der anlockenden Substanzen konnte nicht ermittelt werden. Vermutlich handelt es sich um die Herbizide selbst

oder um einen ihrer Abbaumetaboliten. Für die Wuchsstoffherbizide vom Typ 2,4-D und 2,4,5-T liegen Erfahrungswerte vor, denen zufolge die Translokation in den Pflanzen nach unten äußerst gering ist und sie auf Grund ihrer Persistenz unter bestimmten Umständen noch sechs Jahre nach ihrer Ausbringung in den Pflanzen beobachtet werden können (ELIASSON 1973; MUKULA, SILTANEN, ROSENBERG, IDÄNPAA-HEIKILÄ und LALLUKKA 1978). Auch für Glyphosate, dem der Hersteller (MONSANTO, pers. Mitteilung 1983) Stabilität bescheinigt, liegen experimentelle Resultate vor (RAATIKAINEN, SILTANEN, ROSENBERG, RAATIKAINEN und MUKULA 1979), die von einer Persistenz von einem bis mehrere Jahre in pflanzlichen Geweben ausgehen. Eine andere Deutungsmöglichkeit geht davon aus, daß durch die Herbizidbehandlung eine Anreicherung toten, Wuchsstoffe bzw. niedermolekulare Kohlenhydrate enthaltenden Materials stattgefunden hat, das dem Hallimasch als gern angenommene Nahrungsquelle dient, der Ausbildung seiner Rhizomorphen förderlich ist und ihm zu dem beobachteten gerichteten Wachstum Veranlassung gibt.

Bislang wurde die Wirkung der Herbizide auf die Wirtspflanzen und auf den Erreger isoliert behandelt. Dies hat nur theoretischen Charakter und stellt eine grobe Vereinfachung der wirklichen, in der Natur vorherrschenden Verhältnisse dar. Unter natürlichen Bedingungen finden unspezifische und spezifische Interaktionen zwischen Wirtspflanze und Parasit sowohl im morphologischen als auch im biochemisch-molekularen Bereichen statt. Dabei kommt es zur Auslösung von Reaktionsfolgen, die entweder zur Anfälligkeit oder zur Resistenz der Pflanze führen. Zwischen dem Erreger und der Wirtspflanze besteht sozusagen ein biologisches Gleichgewicht, das durch zahlreiche biotische und abiotische Umweltfaktoren geschaffen, aufrechterhalten oder unter bestimmten Voraussetzungen,

d.h. beim plötzlichen Dominieren eines der Umweltfaktoren in die eine oder andere Richtung verschoben wird. Die Verschiebung dieses Gleichgewichts kann aber auch erfolgen durch anthropogene Einflüsse wie Waldbewirtschaftung, Düngung, Pflanzenschutzmaßnahmen und Ähnliches. Im Rahmen der Unkrautbekämpfung wird mit den applizierten Herbiziden das Wirt-Pathogen-System um einen dritten Faktor bereichert. Daraus resultiert ein Wirt-Pathogen-Biozid-System, in welchem dann oft das Biozid zum bestimmenden Faktor wird. Das komplexe Wechselspiel dieser drei Faktoren entscheidet dann, ob eine Krankheit der Wirtspflanze zum Ausbruch kommt oder verhindert wird. Herbizide können sowohl die Entstehung von Krankheiten begünstigen als auch behindern. Es gibt für beide Wirkungen bei einer großen Zahl von Erregern und Wirtspflanzen Beispiele in der Literatur. Es sei an dieser Stelle auf Kapitel 1.1. (S.2 ff.) verwiesen, in dem eine Reihe von Arbeiten aufgeführt ist, die sich mit den Wechselwirkungen von Wirt, Pathogen und Herbizid beschäftigen.

Das vermehrte Auftreten von Krankheiten auf Grund direkter oder indirekter Einflüsse von Herbiziden ist größtenteils unter Labor- oder Gewächshausbedingungen und nur zum Teil in Freilandexperimenten gezeigt worden. Dabei beruht die Herbizidwirkung auf folgenden Ursachen:

- Schwächung von morphologischen, physiologischen und biochemischen Abwehrmechanismen der Wirtspflanze
- Schädigung an Membranen und Oberflächen der Wirtspflanze
- Stimulierung und Hemmung von Wirtsausscheidungen
- direkte Stimulierung des Erregerwachstums, die zur Pathogenitätssteigerung führt
- indirekte Stimulierung des Erregerwachstums durch die Hemmung der konkurrierenden Mikroflora.

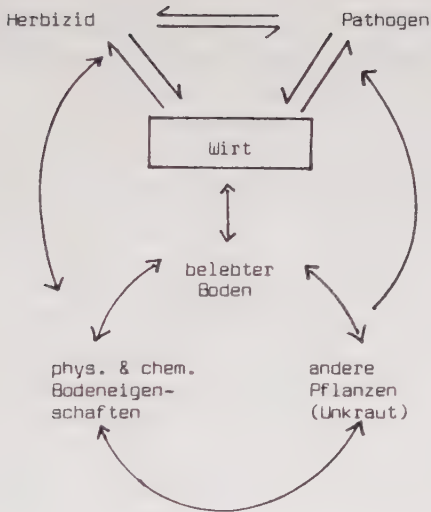


Abb. 36: Schema der möglichen Herbizid-Pflanzen-Pathogen-Wechselwirkungen
(nach ALTMAN und CAMPBELL 1977)

Die Abbildung 36 gibt ein vereinfachtes Schema der möglichen Interaktionen zwischen Herbizid, Wirtspflanze und dem Pathogen wieder unter Berücksichtigung auch der belebten und unbelebten Bodenphase sowie der konkurrierenden Begleitflora (ALTMAN und CAMPBELL 1977, 1979).

Für eine krankheitsmindernde Wirkung einer Herbizidbehandlung sind dementsprechend folgende wesentliche Ursachen denkbar:

- Verstärkung der morphologischen Infektionsbarriere des Wirts
- Förderung biochemischer Abwehrmechanismen des Wirts
- zunehmende Toleranz des Wirts
- gehemmtes Wachstum der möglichen Pathogene

ALTMAN und CAMPBELL (1979) konnten die Gültigkeit dieser Grundprinzipien einer stimulierenden respektive hemmenden Herbizidwirkung mit vielen Beispielen belegen, wobei sie sich allerdings auf landwirtschaftliche Objekte bezogen.

Nebenwirkungen substituierter Phenoxyfettsäuren wie 2,4-D und 2,4,5-T auf Pflanzenkrankheiten sind an landwirtschaftlichen Nutzpflanzen häufig beobachtet worden. Das Spektrum reicht dabei von krankheitsvermindernder (IBRAHIM 1949; DAVIS und DIMOND 1952, 1953; V. WIITSCH und KASPERLIK 1953; NATTI und SZKOLNIK 1954; REXRODE, TRUE und JONES 1971) über indifferente (MARCUS 1954; KÖHLER 1955; REXRODE, TRUE und JONES 1971; PALL und BOBES 1974) bis zu befallserhöhender Wirkung (LONGCHAMP und GAUTHERET 1949; YUTIEN HSIA und CHRISTENSEN 1951; NILLSON 1969; PETRIE 1973; OKA und PIMENTEL 1976; HODGES 1978, 1980; MADSEN und HODGES 1983). Die Berichte über eine Verstärkung der Schäden nach Anwendung von Wuchsstoffherbiziden überwiegen dabei aber.

Im forstlichen Bereich liegen dagegen nur wenige diesbezügliche Ergebnisse vor. KLUGE und WAGENBRETH (1971) sowie WAGENBRETH (1971) berichteten über eine Zunahme der Schäden bei der Umfallkrankheit der Kiefer (*Pinus silvestris* L.) nach Applikation von Insektiziden (HCH, DDT) und Herbiziden (Atrazin, Prometryn) gegenüber unbehandelten Bäumen. Ähnliche Ergebnisse erhielt BEIGL (1978) bezüglich der Umfallkrankheit mit den Herbiziden 2,4,5-T und Simazin. Derselbe Autor (BEIGL 1977) konnte einen verstärkten Befall von Kiefern (*Pinus silvestris* L.) durch *Lophodermium pinastri* (Schrad. ex Fr.) Chév., den Erreger einer Kiefernscütte, nach Herbizidbehandlung mit 2,4,5-T und Dichlobenil feststellen. Anderen Erhebungen zufolge zog eine chemische Läuterung und Behandlung von Stubben mit 2,4,5-T eine verstärkte Rhizomorphenbildung bei *A.mellea*

nach sich, die dann in einer erhöhten Infektionsrate der den behandelten Laubhölzern benachbarten Koniferen durch den Hallimasch resultiert (RISHBETH 1970 und 1972; SCHÜTT et al. 1978; SCHÜTT 1979; BUTIN 1981). Gegenteilige Beobachtungen wurden von USCUPILIC (1978) gemacht, denenzufolge eine Behandlung von Stubbenoberflächen mit 2,4,5-T zu einer geringeren Besiedelung derselben führte als dies bei unbehandelten der Fall war. Ob die Anwendung von 2,4,5-T in diesem Fall das Wachstum antagonistischer Pilze stärker als das des Hallimasch förderte oder ob der an diesem Standort angesiedelte Armillaria-Stamm nur eine geringe Vitalität besaß, wurde nicht untersucht. Ein ähnlich krankheitsvermindernder Effekt wurde von REXRODE, TRUE und JONES (1971) beschrieben, wonach mit 2,4-D behandelte Eichen nach Befall durch *Ceratomyces fagacearum*, dem Erreger der "Amerikanischen Eichenwelke", weniger und geringere Schadenssymptome aufwiesen als unbehandelte Bäume.

Unter diesem Aspekt erschienen die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen in zweierlei Hinsicht bedeutsam. Zum einen konnte in einem größeren Freilandversuch mit zwei forstlich wichtigen Baumarten (Fichte und Erle) ein Wirt-Herbizid-Pathogen-System eingehender studiert werden und damit im forstwirtschaftlichen Bereich neue Erfahrungen über Nebenwirkungen von Herbiziden auf Forstpflanzen gewonnen werden. Zum anderen wurde durch Verwendung des Herbizids Glyphosate (Roundup) ein relativ neues Mittel getestet, über das hinsichtlich möglicher Nebenwirkungen im Wald noch keinerlei Informationen vorliegen. Die Ergebnisse der großen Anlage mit Fichte (*Picea abies*) zeigen eine signifikante Korrelation zwischen Herbizidbehandlung und Armillariabefall. Die Infektionsrate ist bei Behandlung mit 2,4,5-T am größten (69 %), gefolgt von Glyphosate in einfacher (48 %) und schließlich in doppelter (42 %) Konzentration. Bei den Kon-

trollpflanzen konnte Hallimasch nur in zwei Fällen (6 %) an den Wurzeln gefunden werden. Die Anwesenheit von Mycel unter der Rinde zeigte dieselbe Verteilung, wenn auch die absoluten Werte niedriger lagen als bei der Anheftung. Stichproben ergaben 1984 bei einer Nachbonitur dann sehr hohe Prozentsätze für Mycelbesatz, der mit einer erfolgreichen Infektion identisch ist. Diese lagen bei 2,4,5-T um 70 %, bei Glyphosate um 60 %. Noch deutlicher fallen die Unterschiede zwischen den einzelnen Behandlungsarten für die Rhizomorphentwicklung im Topf aus. Dies gilt sowohl für Fichte als auch für Erle. Mit der Reihenfolge 2,4,5-T, Glyphosate einfach und Glyphosate doppelt bestätigte sich der Trend der in vitro-Versuche.

Bei Betrachtung des Habitus konnten sowohl für die Behandlung mit 2,4,5-T als auch mit Glyphosate in einfacher Konzentration signifikante Unterschiede ausgemacht werden. Bei der Nachbonitur 1984 waren 81 % der infizierten und herbizidbehandelten Individuen tot gegenüber 19 % der nur mit 2,4,5-T vorbehandelten. Für Glyphosate in üblicher Konzentration lagen diese Werte bei 67 % gegenüber 25 %. Bei den Kontrollpflanzen ohne Herbizidanwendung führte die Infektion mit dem Hallimasch in keinem einzigen Fall zum Absterben und nur 4 % der Pflanzen mußten der Boniturstufe IV zugeordnet werden. Die Behandlungen mit doppelter Konzentration Glyphosate wiesen bezüglich Absterberate keinen nennenswerten Unterschied auf (94 % zu 89 %). Die hohe Herbizidkonzentration wirkte toxisch und zeitigte ein rasches Absterben eines Großteils der Versuchspflanzen, so daß der Hallimasch in diesem Falle eher als saprophytisch eingestuft werden mußte. Vergleicht man die Ergebnisse der Fichtenanlage mit denen der Erlenanlage und läßt dabei außer Betracht, daß es sich vom Standpunkt des Hallimasch aus bei

den Fichten um einen parasitischen, im Falle der Erlen aller Wahrscheinlichkeit nach um einen saprophytischen Angriff auf lebendes bzw. totes Material handelte, so läßt sich feststellen, daß gleiche Behandlungen bei den verschiedenen Holzarten und bei Verwendung noch zusätzlich unterschiedlicher Infektionsstämmen zu im Trend ähnlichen Ergebnissen führen. Die Erhöhung der Krankheitsdisposition bei Bäumen nach Herbizidanwendung scheint auch in der Forstwirtschaft ein verbreitetes Phänomen zu sein - für die Landwirtschaft gilt es längst als erwiesen -, das bei allen waldpflegerischen Maßnahmen berücksichtigt werden sollte. Die Ergebnisse der Freilandversuche lassen nur die Schlußfolgerung zu, daß durch die Applikation der Herbizide 2,4,5-T und Glyphosate die Abwehrbereitschaft der Wirtspflanze *Picea abies* Karst. in vermutlich unspezifischer Weise geschwächt worden war, was in einem verstärkten Befall durch *Armillaria* zum Ausdruck kam. Vergewärtigt man sich dazu noch einmal die Ergebnisse der in vitro-Versuche, insbesondere die der Konzentrationsreihen, so läßt sich die Komplexität der mit der vorliegenden Arbeit verbundenen Problemstellung ein wenig erkennen. Die hohe Infektionsrate bei den herbizidbehandelten Fichten resultiert einerseits aus der Herbizidwirkung, die sie selbst in einer dispositionsändernden Art und Weise getroffen hat, andererseits aus dem stimulierenden Effekt, den das Mittel auf das Pathogen ausgeübt hat. Welche der beiden Wirkungsvarianten in diesem Wechselspiel den wichtigeren Part übernommen hatte konnte in den durchgeführten Experimenten nicht geklärt werden.

Die Wirkung von Herbiziden sowie das gesamte pathologische Geschehen wird normalerweise von den Standortbedingungen, den Witterungsverhältnissen und den genetischen Eigenschaften von Wirtspflanze und Pathogen entscheidend mitbestimmt.

Aus diesem Grund ist bei der Verallgemeinerung von Ergebnissen, die in Versuchen unter mehr oder weniger kontrollierten Bedingungen gewonnen wurden, Vorsicht geboten. Darauf soll hingewiesen werden, wenn im folgenden die Bedeutung der in dieser Arbeit gesammelten Erfahrungen für den Forstpraktiker diskutiert wird.

Bei der Frage, welche der erhaltenen Ergebnisse generalisierbar sind, welche der Freilandbeobachtungen auch unter praxisnahen Bedingungen Gültigkeit besitzen, müssen Konzentrationsverhältnisse, Baumalter und einige standortabhängige Aspekte angesprochen werden.

Bei der praxisüblichen Form der Applikation von Herbiziden wie 2,4,5-T und Glyphosate in der Bestandes- und Kulturpflege, wird der gesamte Pflanzenbestand übersprüht, da diese Wirkstoffe bevorzugt über die grünen Teile der Pflanze aufgenommen werden. Für 2,4,5-T wird im Rahmen der chemischen Läuterung auch die Einzelbaumapplikation in Form einer ringförmigen Rindenbestreichung (chemische Ringelung) empfohlen. 2,4,5-T kann auch in größerem Umfang von den Wurzeln aufgenommen werden. Das in die Pflanze eingedrungene Herbizid wird in dieser in Abhängigkeit von Pflanzenart, -alter, Jahreszeit und Wachstumsintensität akro- oder basipetal weitergeleitet und verteilt (MAIER-BODE 1971). Dasselbe gilt auch für Glyphosate (MONSANTO 1976). Durch die Ableitung wird sichergestellt, daß insbesondere die ausdauernden unterirdischen Pflanzenteile (Rhizome, Stolone) absterben. Für 2,4,5-T gibt es Erfahrungswerte für Rückstände in Pflanzen und Pilzen, die z.B. für Hallimasch von 0,2 bis 8,0 mg/kg schwanken, im Mittel bei 4,4 mg/kg und für Gräser drei Wochen nach Behandlung bei 3,3 mg/kg sowie bei Himbeerblättern um 14,7 mg/kg liegen (EICHLER und LEBER 1975; WELLENSTEIN, EICHNER

und SCHOLL 1975; ANONYMUS 1977; DEPPNER 1978; MUKULA, SILTANEN, ROSENBERG, IDÄNPÄÄN-HEIKKILÄ und LALLUKKA 1978). ELIASSON (1973) konnte im Holzgewebe nahe der Applikationsstellen sechs Jahre nach der Behandlung noch Reste des Herbizids nachweisen, wobei nach Spritzung mit der in der forstlichen Praxis üblichen Konzentration nach einem Jahr in den Blättern der Aspe noch 38 % (870 mg/kg) des Herbizids gefunden werden konnte. Bei Einzelbaumapplikation lagen diese Werte zum Teil noch höher (40 %). Die Wuchsstoffherbizide lassen sich in Bäumen mehrere Jahre nach Applikation noch in biologisch aktiver Form und ziemlich hohen Konzentrationen nachweisen, die von der Baumart abhängig schwanken. PRONOS und PATTON (1979) ermittelten für tote Eichenwurzeln in der Wurzelrinde Konzentrationen von 0,5 µg/ml bis 2,5 µg/ml 2,4,5-T, Herbizidmengen also, die in den Laborversuchen noch leichte Wachstumsförderung bei *A.mellea* verursacht hatten. Für Glyphosate liegen Untersuchungsergebnisse dieser Art noch nicht vor. Laut persönlicher Mitteilung des Herstellers (MONSANTO 1983) ist die Verbindung ziemlich stabil im Pflanzengewebe, wird im Boden aber sehr schnell abgebaut.

Bei Anwendung von Herbiziden in den empfohlenen Konzentrationen erreichen diese in landwirtschaftlichen Böden selten Werte von mehr als 2 oder 3 µg/g (ALTMAN und CAMPBELL 1979), wenn angenommen wird, daß sie bis zu einer Tiefe von mindestens 15 cm gleichmäßig eingemischt sind (FLETCHER 1960). Dies ist bei der forstlichen Anwendung nicht gegeben, so daß in den höheren Bodenschichten nahe der Bodenoberfläche relativ hohe Konzentrationen der Chemikalien zu finden sind, wo sie, wie von 2,4,5-T und Glyphosate bekannt, an verschiedene organische Bestandteile des Bodens adsorbiert vorliegen. Die Konzentrationen können so in einem beliebigen Boden von einer Zone zur anderen sehr stark variieren. Nach HEITEFUSS

(1973) sowie WILKINSON und LUCAS (1969) kann die tatsächliche Konzentration eines Herbizids im Boden beträchtlich höher sein als die beabsichtigte Aufwandmenge und so zu krankheitsbeeinflussenden Wirkungen führen. Diese Auswirkungen auf die Herbizid-Wirt-Erreger-Interaktionen müssen bei häufiger und großflächiger Anwendung von Herbiziden in der forstlichen Praxis mitberücksichtigt werden. Ein zusätzliches Risiko stellt eine Applikation des Herbizids in nicht sachgerechter Form dar, wie z.B. die Ausbringung unter ungünstigen Witterungsverhältnissen. Für 2,4,5-T und für Glyphosate wird gefordert, daß 6 bzw. 4 Stunden nach der Applikation keinerlei Niederschlag zu verzeichnen sein sollte, da die Wirkstoffe sonst vollständig in den Boden eingewaschen würden. Dies kann in unseren Breiten nicht immer verhindert werden und war auch bei dem Experiment der vorliegenden Arbeit sehr wahrscheinlich geschehen (STANDIFER JR. et al. 1966).

Die Versuche dieser Arbeit wurden mit relativ jungen Pflanzen durchgeführt (4 - 6 Jahre). Es ist anzunehmen, daß sich Bäumchen dieser Altersstufe in ihrem physiologischen Zustand von ausgewachsenen Bäumen erheblich unterscheiden, was auch in der Herbizidtoleranz zum Ausdruck kommt. Insgesamt werden die durch die Herbizide verursachten Nebenwirkungen an Zahl und Ausmaß größer sein als bei den im Bestand lebenden Individuen. Nichtsdestoweniger führen eine Reihe von Autoren erhebliche sichtbare und unsichtbare Schädigungen an Forstpflanzen im Alter von über 20 Jahren an (OLBERG 1974; LUND-HØIE 1976, 1979, 1983) und es gibt, wie bereits erwähnt, Bemühungen, mit Hilfe der angesprochenen Herbizide die chemische Läuterung auch auf Nadelhölzer auszudehnen (OLBERG-KALLFASS 1977; BERGMANN und SCHULZE 1974; BRENØE 1973). Aus diesem Grund können die Erfahrungen der in dieser Arbeit unternommenen Anstrengungen durchaus als Anregung für den Praktiker verstanden werden.

Es sei auch darauf hingewiesen, daß aus der Abwesenheit eines ursprünglich applizierten Mittels in der Bodenanalyse noch lange nicht auf den Abbau desselben und auf die fehlende Nachwirkung geschlossen werden darf. Ein Teil der Herbizidmoleküle kann in ursprünglicher oder veränderter Form von den Ton-Humus-Komplexen des Bodens absorbiert und früher oder später durch Austauschvorgänge wieder freigegeben werden. Selbst bei raschem mikrobiellen Abbau entstehen zunächst Metaboliten, die sich weitgehend dem analytischen Nachweis entziehen und hinsichtlich ihrer Wirkung auf Pflanzen, Mikroorganismen und Böden absolut nicht abschätzen lassen (WALLNÖFER 1970; SCHÜTT 1974). Zudem wird ein Herbizid oft nicht allein appliziert und auch in der forstlichen Praxis erfolgt eine stattliche Anzahl von Anwendungen unterschiedlichster Biozide. Über die Art und über das Ausmaß einer Veränderung der günstigen und schädlichen Wirkungen und Nebenwirkungen der Biozide durch ihren kombinierten Einsatz liegen erst wenige Ergebnisse vor (BALICKA und MUSIAL 1972; NASH und HARRIS 1973; NEWTON und OVERTON 1973; LICHTENSTEIN, LIANG und ANDEREGG 1973; V. ZITZEWITZ 1974). Bei Glyphosate konnte eine reduzierte Wirkung durch kombinierten Einsatz mit 2,4-D, Dicamba, MCPA, Simazin und Atrazin gezeigt werden (APPLEBY und MONTIEN SAMABHI 1978; O'SULLIVAN und O'DONOVAN 1980). Nach Curl (1968) und VALASKOVA (1969) sowie ILOBA (1976, 1978) kann eine Herbizidbehandlung zudem Mykorrhizapilze und das Antagonistenpotential des Bodens verändern.

Die in den Freiland- und Laborversuchen gewonnenen Ergebnisse erlauben die Feststellung, daß auch bei Forstpflanzen als Folge einer Herbizidbehandlung mit Veränderungen im Krankheitsgeschehen zu rechnen ist, die einerseits die Disposition des Wirtes andererseits die Aggressivität des Hallimasch betreffen. Folgeschäden lassen sich bei Forstpflanzen im allgemeinen erst lange nach der Applikation im Bestand

feststellen und der Zusammenhang mit einer früheren Herbizidbehandlung ist daher nicht mehr ohne weiteres herzustellen. Der Einsatz von Herbiziden in der Forstwirtschaft ist bedenklich und nicht notwendig (MÜNCH 1972; OLBERG 1974; WELLENSTEIN 1975; PEER 1976; OLBERG-KALLFASS 1977). Die unter natürlichen Verhältnissen in Pflanze und Boden vorkommenden Herbizidmengen stimulierten in Laborversuchen das Wachstum von *A.mellea*. Dies stellt sicherlich keinen Einzelfall dar und dürfte auch auf andere Erreger und fakultativ parasitische Pilze zu übertragen sein. Der unkontrollierte Einsatz verschiedener Biozide führt über die unbeabsichtigte Schwächung einzelner Kulturpflanzen und des Bodenlebens zu einer Störung des ökologischen Gleichgewichts im gesamten Ökosystem Wald. Dies ist um so gravierender als heute im Zeichen globaler Umweltbelastung, die sich bereits in einem Waldsterben manifestiert hat, eine fortgesetzte Einbringung chemischer Mittel in den Wald nur zu einer weiteren Belastung führen müßte.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der Untersuchungen war es, die Wirkung der Arborizid-Wirkstoffe 2,4,5-T und N-(Phosphonomethyl)-glycin (Glyphosate) auf *Armillaria mellea* (Vahl) Quél. und auf die Krankheitsdisposition seiner Wirtspflanzen *Picea abies* (L.) Karst. und *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden Fichten und Erlen nach Vorbehandlung mit den beiden Herbiziden nach vier verschiedenen Methoden künstlich beimpft und nach drei bis vier Jahren unter dem Aspekt ihres äußeren Erscheinungsbildes und ihres Infektionszustandes ausgewertet. Ein geeignetes Versuchskonzept erlaubte die Trennung reiner Herbizid- und Pathogeneffekte von solchen, die auf einem Zusammenwirken von Herbizid und Pathogen beruhten. Eine Reihe von Experimenten zur ökophysiologischen Differenzierung von zwölf Stämmen des Pathogens *A. mellea* führte zur Wahl zweier sehr vitaler Isolate für die im Freiland durchzuführenden künstlichen Infektionen. Des weiteren wurde der Versuch unternommen, die zwölf Stämme durch Interfertilitätstests und Kreuzungsanalysen den derzeit diskutierten fünf europäischen *Armillaria* Spezies zuzuordnen.

Die Experiment führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Von den 12 untersuchten Isolaten konnten 9 mit ziemlicher Sicherheit im Rahmen des europäischen Artenkonzepts bestimmt werden, davon 7 als zur Spezies *Armillaria bulbosa* gehörig.
2. Bezüglich Wuchsverhalten, Rhizomorphenbildung und Wachstumsintensität auf verschiedenen Nährsubstraten erwiesen sich die Stämme 9 und 14 als äußerst vital, der Stamm 7 als sehr träge.
3. Bei allen Isolaten zeigte sich eine starke pH-Abhängig-

keit des Mycel- und Rhizomorphenwachstums in Form einer Optimumskurve. Die optimalen Werte lagen für alle untersuchten Stämme im Bereich pH 4 bis pH 6, lediglich die Stämme 4 und 14 zeigten ein zusätzliches Optimum im basischen Bereich (pH 7 bis pH 8) und erwiesen sich damit als pH-tolerante und vitale B r e i t b a n d - s t ä m m e.

4. Die Anzahl und die Beschaffenheit der gebildeten Rhizomorphen hing bei allen Isolaten von der Feuchtigkeit des Milieus ab. Mit steigender Anfeuchtung nahm bei allen Stämmen die Bewachsung des Nährsubstrats und die Bildung von Rhizomorphen (Ausnahme Stamm 3, 7 und 12) zu.
5. Die Temperaturabhängigkeit zeigte bei allen untersuchten Stämmen den Verlauf einer Optimumkurve mit maximalen Wachstumsraten zwischen 22 und 24 °C und Wachstumsgrenzen bei 3 °C und über 32 °C.
6. Inokulationsversuche an Topfpflanzen im Gewächshaus blieben ohne Infektionserfolg, obwohl die Wirtspflanzen durch pH-Änderungen, Herbizidbehandlung, Wurzelverletzung und Wasserstress geschwächt worden waren. Dieses negative Versuchsergebnis war der Grund für die Entwicklung einer neuen Infektionsmethode, der sogenannten "R ö h r c h e n - m e t h o d e". Diese beruht auf einem Inokulum, das aus Sägemehl und Malzagar besteht und in einem Reagenzglas angezüchtet wird. Nach der Zerstörung desselben am unteren Ende wird die zylinderförmige Rhizomorphen-Agar-Sägemehl-Masse von oben in ein in Wurzelnähe vorgebohrtes Loch durchgeschoben und der restliche Glaskörper des zer Schlagenen Reagenzgläschens entfernt. Die Methode ist standardisierbar, technisch einfach durchzuführen, und die Beschaffenheit des Inokulums verspricht ein hohes Infektionspotential.
7. In einem künstlichen System wurde die neue Inokulationsmethode zusammen mit drei anderen gängigen Infektionsarten einem Test unterzogen. In einer mit Pflanzsubstrat gefüllten Plexiglasschale wurde die Besiedelung unbewachsener

Holzstückchen durch *A. mellea* unter unterschiedlichen Bedingungen (Belüftung, Feuchtigkeit und Porenvolumen) untersucht. Im belüfteten System kam es häufiger zu einem Kontakt zwischen Inokulum und Holzstückchen als im unbelüfteten. Hohes Porenvolumen und wechselfeuchte Verhältnisse begünstigten die Besiedelung ebenso. Die Röhrenchenmethode war den anderen Inokulationsarten überlegen, wenngleich auch die Stubbenmethode sich als ähnlich erfolgreich versprechend empfahl.

8. In dem Freilandversuch mit Fichten war ein deutlicher Zusammenhang zwischen Herbizidbehandlung und Befall durch *Armillaria mellea* festzustellen, sowohl hinsichtlich der Bildung von Rhizomorphen als auch der Anheftung derselben an eine oder mehrere Wurzeln. 2,4,5-T-behandelte Pflanzen zeigten gegenüber der Kontrolle (6 %) mit 69 % eine höhere Anheftungsquote von Rhizomorphen als Glyphosate in einfacher (48 %) und doppelter (42 %) Konzentration. Mycel unter der Rinde konnte bei 2,4,5-T in 31 % der Fälle gefunden werden gegenüber 6 % der Kontrolle und 24 % der Glyphosatebehandlung in einfacher Konzentration. Von den vier angewandten Inokulationsmethoden waren nur die Röhrenchen- und in geringem Ausmaß auch die Stubbenmethode erfolgreich.
9. Trotz Wechsel von Wirtsart, Pathogen und Problemstellung konnten in dem Versuch mit Erle ähnliche Resultate erzielt werden. Die beiden Arborizide und die Ringelung hatten das Absterben aller Versuchspflanzen zur Folge, wenn auch innerhalb unterschiedlicher Zeiträume. Die bezüglich der Rhizomorphenanheftung gefundenen Verhältnisse zeigen jedoch den Trend, der schon bei Fichte zu sehen war. Auch die Reihenfolge der einzelnen Behandlungen in der Befallsquote sowie die Herkunft der erfolgreichen Inokula waren dieselben.
10. Das Mycelwachstum und die Rhizomorphenbildung in künstlichen Nährböden mit steigenden Herbizidkonzentrationen

zeigten für 2,4,5-T und Glyphosate den Verlauf einer Optimumkurve. Durch beide Wirkstoffe kam es bei allen Stämmen zu einer Förderung des Wachstums und der Rhizomorphenbildung in praxisrelevanten Konzentrationsbereichen gegenüber den herbizidfreien Kontrollen. Bei den nur mit Mycel wachsenden Isolaten 7 und 12 erfolgte durch 2,4,5-T und in geringerem Umfang auch durch Glyphosate eine Induktion der Rhizomorphenbildung.

11. Rindenstücke, Stammscheiben und Sägemehl von Erlen, die durch Behandlung mit den beiden Herbiziden dem Bestand entnommen worden waren, wurden durchwegs besser bewachsen als jene, die mechanisch abgetötet worden waren. Die Bestandteile frisch gefälltter Erlen als Kontrolle zeigten nur in Ausnahmefällen eine Besiedelung durch den Hallimasch, Rhizomorphenwachstum konnte hauptsächlich auf den Rindenstückchen beobachtet werden.
12. In einem chemotaktischen Anlockungsversuch konnte die direkte Bevorzugung herbizidbehandelter, natürlicher Substrate gegenüber unbehandelten Substraten gezeigt werden. Bei nahezu allen Stämmen kam es zu einem gerichteten Wachstum vom Inokulum aus auf die Klötzchen zu, die von den mit Herbizid behandelten Versuchspflanzen abstammten. Dieses gerichtete Wachstum erfolgte meist durch die Ausbildung einer Luftmycelfront und nur bei den Isolaten 6 und 14 mittels Rhizomorphen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß eine Vorbehandlung mit Herbiziden die Wirtspflanze für eine Infektion durch Armillaria empfänglicher macht und daß der Hallimasch zudem durch Herbizide direkt in seinem Wachstum stimuliert wird. Beide Effekte haben eine Verschiebung des Gleichgewichts im Parasit-Wirt-Verhältnis zugunsten des Pathogens zur Folge. Der unkontrollierte Einsatz von Herbiziden in der Forstwirtschaft ist daher bedenklich, zumal dieser heute im Zeichen globaler Umweltbelastung nur zu einer weiteren Schwächung des Ökosystems Wald führen würde.

B. LITERATURVERZEICHNIS

- ABDALLAH, M.H.; MANCI, S.F. (1979): Interaction between a Pythium and the herbicide "stomp". Trans. Br. mycol. Soc. 72, 213-218.
- AKAI, S. in: HORSFALL, J.G.; DIMOND, A.E. (Hrsg.) (1959): Plant Pathology, New York - London, 424-426.
- ALLERMANN, K.; SORTKJAER, O. (1973): Rhizomorph formation in fungi. II. The effect of 12 different alcohols on growth and rhizomorph formation in *Armillaria mellea* and *Clitocybe geotropa*. Physiol. Plant 28, 51-55.
- ALTMAN, J.; CAMPBELL, C.L. (1977): Effect of herbicides on plant diseases. Ann. Rev. Phytopathol. 15, 361-385.
- ALTMAN, J.; CAMPBELL, C.L. (1979): Herbizide und Umwelt: Eine Übersicht über fördernde und hemmende Interaktionen mit Pflanzenkrankheiten. Z. PflKrankh PflSchutz 86, 290-302.
- AMRHEIN, N.; DEUS, B.; GEHRKE, P.; STEINRÜCKEN, H.C. (1980): The site of the inhibition of the shikimate pathway by glyphosate. II. Interference of glyphosate with chorismate formation in vivo and in vitro. Plant Physiol. 66, 830-834.
- ANDERSON, J.B.; ULLRICH, R.C. (1979): Biological species of *Armillaria mellea* in North America. Mycologia 71, 402-414.
- ANDERSON, J.B.; ULLRICH, R.C.; ROTH, L.F.; FILIP, G.M. (1979): Genetic identification of clones of *Armillaria mellea* in coniferous forests in Washington. Phytopathology 69, 1109-1111.
- ANDERSON, J.B.; POMERANTZ, F.; ULLRICH, R.C. (1979): Random assortment in *Armillaria mellea*. Mycologia 71, 1278-1279.
- ANDERSON, J.B.; KORHONEN, K.; ULLRICH, R.C. (1960): Relationships between European and North American biological species of *Armillaria mellea*. Experimental Mycology 4, 87-95.
- ANDERSON, J.B.; ULLRICH, R.C. (1981): Translocation in rhizomorphs of *Armillaria mellea*. Experimental Mycology 6, 31-40.
- ANDERSON, J.B.; ULLRICH, R.C. (1982): Diploids of *Armillaria mellea*: Synthesis, stability and mating behavior. Can. J. Bot. 60, 432-439.

- ANDRUSZEWSKA, A. (1973): Investigation of the influence of herbicides, used in forestry, on soil fungi especially on mycorrhizal fungi. *Weed Abstracts* 24, 1185.
- APPLEBY, A.P.; SOMABHI, M. (1978): Antagonistic effect of atrazine and simazine on glyphosate activity. *Weed Sci.* 26, 135-139.
- AYLING, R.O.; GRAHAM, B. (1978): A survey of herbicide use in Canadian forestry. *The Forestry Chronicle* 54, 302-308.
- AYLING, R.O.; BACHELARD, E.P. (1979): A comparison of the effects of two derivatives of picolinic acid herbicides on *Pinus radiata* and *Eucalyptus viminalis*. *Aust. For. Res.* 9, 225-263.
- BADCOCK, E.C. (1941): New methods for the cultivation of wood-rotting fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 25, 200-207.
- BAIRD, D.D.; UPCHURCH, R.P.; HOMESLEY, W.B.; FRANE, J.E. (1971): Introduction of a new broad spectrum post-emergence herbicide class with utility for herbaceous perennial weed control. *Proc. N. Cent. Weed. Contr. Conf.* 26, 64-68.
- BAKER, L.F. (1942): Inoculation of western white pine with *Armillaria mellea*. MS thesis, Univ. of Idaho.
- BAKER, K.F.; COOK, R.J. (1974): Biological control of Plant pathogens. San Francisco.
- BALICKA, N.; MUSIAL, M. (1972): The effect of microorganisms on phytotoxicity of herbicides. Part I. Complex activity of some pesticides on plants. *Acta Microbiol. Polonica* 8, 4, 183-190.
- BATRA, L.R. (1974): *Armillaria mellea* on flowering dogwood (*Cornus florida*). *Pl. Dis. Reptr* 58, 719-720.
- BAVENDAMM, W. (1927): Neue Untersuchungen über die Lebensbedingungen holzerstörender Pilze. Ein Beitrag zur Immunitätsfrage. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 45, 357-367.
- BAVENDAMM, W. (1928): Neue Untersuchungen über die Lebensbedingungen holzerstörender Pilze. *Habil. Jena.*
- BAVENDAMM, W.; REICHELT, H. (1938): Die Abhängigkeit des Wachstums holzerstörender Pilze vom Wassergehalt des Nährsubstrates. *Arch. Microbiol.* 9, 486-544.

- BECKER, B. (1968): Der Zusammenhang zwischen Standort und Hallimaschbefall (*Armillaria mellea*) in verschiedenen Waldgebieten Bayerns. Diss. München.
- BEIGL, H.J. (1976): Veränderung der Krankheitsdisposition durch Herbizide, dargestellt am Schüttebefall der Kiefer und an der Umfallkrankheit der Fichte. Diss. München.
- BEIGL, H.J. (1977): Veränderung der Krankheitsdisposition von Forstpflanzen durch Herbizide. I. Freilandversuche mit *Lophodermium pinastri*. Eur. J. For. Path. 7, 200-219.
- BEIGL, H.J. (1978): Veränderung der Krankheitsdisposition von Forstpflanzen durch Herbizide. III. Versuche mit Erregern der Umfallkrankheit. Eur. J. For. Path. 8, 240-258.
- BENT, K.J. (1978): Chemical control of plant diseases: some relationships to pathogen ecology. Plant Disease Epidemiology, 177-186.
- BENTON, V.L.; EHRLICH, J. (1941): Variation in culture of several isolates of *Armillaria mellea* from western white pine. Phytopathology 31, 803-811.
- BERAN, F. (1976): Chemischer Pflanzenschutz in Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft. In: WEGLER, R. (Hrsg.): Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel, Berlin - Heidelberg - New York, 1-38.
- BERGER, J. (1922): Ist der Hallimasch Parasit oder Saprophyt? Forstwiss. Cbl. 66, 424-431.
- BERGMANN, J.H.; TEMPLIN, E. (1976): Die chemische Pflege von Jungwüchsen und ihre Abhängigkeit von der forstsanitären Situation. Soz. Forstwirtschaft. 26, 55-58.
- BEVER, W.M.; SLIFE, F.W. (1948): Effect of 2,4-D in culture medium on the growth of three pathogenic fungi. Phytopathology 38, 1038.
- BEVERIDGE, A.E. (1973): Mortality in young plantations on sites cleared of indigenous forest. Rep. For. Res. Inst., N.Z., 32-33.
- BIRKINSHAW, J.H.; FINDLAY, W.P.K. (1940): Biochemistry of wood-rotting fungi. I. Metabolic products of *Lentinus lepideus*. Fr. Biochem. J. 34, 82-88.
- BLISS, D.E. (1941): Relation of soil temperature to *Armillaria* root rot in California. Phytopathology 34, 3 (Abstr.).

- BLISS, D.E. (1941): Artificial inoculation of plants with *Armillaria mellea*. *Phytopathology* 31, 859 (Abstr.).
- BLISS, D.E. (1946): The relation of soil temperature to the development of *Armillaria* root rot. *Phytopathology* 36, 302-318.
- BLISS, D.E. (1951): The destruction of *Armillaria mellea* in citrus soils. *Phytopathology* 41, 665-683.
- BOULLARD, B. (1972): Notes on forest biology - further reflexions on *Armillaria mellea*, the 'chameleon' fungus. *Forêt Privée Française*, 86, 53-56.
- BOULLARD, B. (1975): An attack of *Armillariella mellea* on conifers in Upper Normandy - or ecology at the service of plant pathology. *Botaniste* 57, 119-151.
- BRANDES, W.; HEITEFUSS, R. (1971): Nebenwirkung von Herbiziden auf *Erysiphe graminis* und *Cercospora herpotrichoides* an Weizen. *Phytopath. Z.* 72, 34-52.
- BRASIER, C.M. (1982): pers. Mitteilung.
- BREFELD, O. (1877): Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. *Basidiomyceten* I, III, 141-146, Leipzig.
- BRENØE, P.T. (1973): Das Streichverfahren zur Stammzahlverminderung in Fichtenjungbeständen. *AFZ* 28, 600-601.
- BROOKS, F.T. (1928): *Plant diseases*. Oxford Univ. Press, 295-296.
- BÜCHEL, K.H. (Hrsg.) (1977) *8 Pflanzenschutz und Schädlingsbekämpfung*, Stuttgart, 189.
- BULLER, A.H.R. (1931): *Researches on fungi*, Bd. 4, London.
- BULLER, A.H.R. (1933): *Researches on fungi*, Bd. 5, London.
- BULLER, A.H.R. (1941): The diploid cell and the diploidization process in plants and animals with special reference to higher fungi. *Bot. Rev.* 7, 335-341.
- BUTIN, H.; RACK, K. (1979): *Pflanzenschutz im Forst*. Ber. Ldw. 57, 580-589.
- BUTIN, H. (1981): Untersuchungen über den Abbau chemisch (2,4,5-T) behandelter Buchenstangen durch Pilze. *Forstwiss. Cbl.* 100, 28-40.

- CARROL, R.B.; SCARPA, V. (1979): Commonly used herbicides cause increased *Fusarium oxysporum* infection of Essex and Williams soybeans. *Phytopathology* 69, 534 (Abstr.).
- CERKAUSKAS, R.F.; DHINGRA, D.D.; SINCLAIR, J.B. (1983): Effect of three desiccant herbicides on fruiting structures of *Colletotrichum truncatum* and *Phomopsis* spp. on soybean stems. *Plant. Disease* 67, 620-622.
- CHILDS, L.; ZELLER, S.M. (1929): Observations on *Armillaria* root rot orchard trees. *Phytopathology* 19, 869-873.
- CHRISTY, S.L.; KARLANDER, E.P.; PAROCHETTI, J.V. (1981): Effects of glyphosate on the growth rate of *Chlorella*. *Weed Science of America Journal* 29, 5-7.
- COLE, D. J. (1982): The mode of action of glyphosate. *Proc. British Crop Protection Conference - Weeds*, 309-315.
- COLE, D.J.; CASELEY, J.C.; DODGE, A.D. (1983): Influence of glyphosate on selected plant processes. *Weed Res.* 23, 176-183.
- COOLEY, J.S. (1943): *Armillaria* root rot of fruit trees in the eastern United States. *Phytopathology* 33, 812-817.
- CORKE, A.T.K. (1978): Microbial antagonisms affecting tree diseases. *Ann. appl. Biol.* 89, 89-114.
- COSTONIS, A.C. (1983): Observation on injury caused to trees by herbicide. *Phytopathology* 73, 364.
- COUPLAND, D.; TAYLOR, W.A.; CASELEY, J.C. (1978): The effect of site of application on the performance of glyphosate on *Agropyron repens* and barban, benzoylprop-ethyl and difenzoquat on *Abena fatua*. *Weed Res.* 18, 123-128.
- COUPLAND, D.; CASELEY, J.C. (1979): Presence of ^{14}C activity in root exudates and guttation fluid from *Agropyron repens* treated with ^{14}C -labelled glyphosate. *New Phytol.* 83, 17-22.
- COURTOIS, H. (1973): Beziehung zwischen dem Myzelwachstum des *Fomes annosus* (Fr.) Cooke und dem pH der Nährlösung. *Phytopath. Z.* 77, 169-177.
- CURL, E.A. (1968): Influence of atrazine and varied carbon and nitrogen amendments on growth of *Sclerotium rolfsii* and *Trichoderma viride* in soil. *Phytopathology* 58, 323-328.
- DÄSSLER, H.-G.; RANFT, H.; GOEDECKE, R.; SCHUHR, CH. (1984): Komplexwirkung von Immissions- und Herbizideinfluß auf den Gesundheitszustand junger Fichten. *AFZ* 9, 10.

- DAVIS, D.; DIMOND, A.E. (1952): Altering resistance to disease with synthetic organic chemicals. *Phytopathology* 42, 563-567.
- DAVIS, D.; DIMOND, A.E. (1953): Inducing disease resistance with plant growth regulators. *Phytopathology* 43, 137-140.
- DAY, W.R. (1927): The oak mildew *Microsphaera quercina* (Schw.) Burrill and *Armillaria mellea* (Vahl) Quél. in relation to the dying back of oak. *Forestry* 1, 108-112.
- DAY, W.R. (1929): Environment and disease. A discussion on the parasitism of *Armillaria mellea* Vahl. Fr. *Forestry* 3, 94-103.
- DEPPNER, F. (1978): Tagung des KWF-Arbeitsausschusses "Herbizide". *Der Deutsche Forstmann* 18, 69-71.
- DIMITRI, L. (1969): Untersuchungen über die unterirdischen Eintrittspforten der wichtigsten Rotfäuleerreger bei der Fichte (*Picea abies* Karst.). *Forstwiss. Cbl.* 88, 281-308.
- DIMITRI, L. (1978): Stand der Kenntnisse über Wurzel- und Stammfäulen. *Holz-Zentralblatt* 16, 114, 1735-1737.
- DIMITRI, L. (1982): Wurzel- und Stammfäulen in Kiefernbeständen. *Holz-Zentralblatt* 20, 108, 277-278.
- DOMANSKI, S. (1978): Fungi occurring in forests injured by air pollutants in the Upper Silesia and Cracow Industrial regions of Poland. VI. Higher fungi colonizing the roots of trees in converted forest stands. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 47, 3, 292 ff.
- DUBOS, B.; GUILLAUMIN, J.J.; SCHUBERT, M. (1978): Action du *Trichoderma viride* Pers., apporté avec divers substrats organiques, sur l'initiation et la croissance des rhizomorphes d'*Armillariella mellea* (Vahl) Karst. dans deux types des sols. *Ann. Phytopathol.* 10, 2, 187-196.
- DUMAS, M.T.; HUBBES, M. (1979): Resistance of *Pinus densiflora* and *Pinus rigida* x *radiata* to *Fomes annosus*. *Eur. J. For. Path.* 9, 229-238.
- DUMAS, M.T.; HUBBES, M. (1980): Chemical resistance of *Pinus densiflora* to *Fomes annosus*. *Eur. J. For. Path.* 10, 257-262.
- EICHLER, D.; LEBER, G. (1975): Ergebnisse von 2,4,5-T-Rückstandsuntersuchungen in Honig, Wald- Him- und Brombeeren, Waldhimbeerblättern und -Gräsern sowie ihre toxikologische Bedeutung für Mensch und Tier. *AFZ* 90, 994-996.

- ELIASSON, L. (1972): Responses of *Populus tremula* to picloram and other translocated herbicides. *Physiol. Plant.* 27, 101-104.
- ELIASSON, L. (1973): Translocation and resistance of 2,4-D in *Populus tremula* L. *Weed Res.* 13, 140-147.
- ETTER, B.E. (1929): New media for developing sporophores of wood-rot fungi. *Mycologia* 21, 197-203.
- FEDOROW, N.I.; SMDLYAK, V.L. (1978): Mutual relations between *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. and *Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Karst. associated with edaphic factors under natural conditions in coniferous stands. IUFRO Kongress 101-108.
- FIEDLER, C.; SCHMALEN, W.; VOSS, H.-H. (1982): Die Entwicklung von Methoden zur quantitativen Erfassung von *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kum. im Boden sowie deren Anwendung bei vergleichenden Bestandesuntersuchungen. Diplomarbeit München.
- FIELD, R.J.; PEEL, A.J. (1971): The metabolism and radial movement of growth regulators and herbicides in willow stems. *New Phytol.* 70, 743-749.
- FILHO, E.S.; DHINGRA, D.D. (1980): Effect of herbicides on survival of *Macrophomina phaseolina* in soil. *Trans. Br. mycol. Soc.* 74, 61-64.
- FILIP, G.M.; ROTH, L.F. (1977): Stump injections with soil fumigants to eradicate *Armillaria mellea* from young-growth ponderosa pine killed by root rot. *Can. J. For. Res.* 7, 226-231.
- FISCHER, C.E.C. (1909): On the development of the fructification of *Armillaria mucida*, Schrad. *Annals of Botany* 23, 91, 503-507.
- FISCHER, C.E.C. (1909): The biology of *Armillaria mucida*, Schrader. *Annals of Botany* 23, 92, 514-535.
- FLETCHER, W.M. (1960): The effect of herbicides on soil microorganisms. In: WOODFORD, E.K. (Hrsg.): *Herbicides and the soil*, 20-63, Oxford.
- FOX, R.A. (1964): Report on a visit to Nigeria. Report Rubber Research Institute of Malaya 27, 1-34.
- FRANZ, J.E. (1978): "Advances in Pesticide Science", Internat. Congress of Pesticide Chemistry, 4th, Zürich, 2, 139.
- FRIES, E.M. (1821): *Systema mycologicum* 1. Lundae.

- GARRAWAY, M.O. (1966): Nutrition and metabolism of *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Quél. in relation to growth and rhizomorph formation. Diss. Abstr. 28, 1,16.
- GARRAWAY, M.O.; WEINHOLD, A.R. (1967): Ethanol-induced accumulation of a pentose in *Armillaria mellea*. Can. J. Microbiol. 13, 1705-1707.
- GARRAWAY, M.O.; WEINHOLD, A.R. (1968): Period of access to ethanol in relation to carbon utilization and rhizomorph initiation and growth in *Armillaria mellea*. Phytopathology 58, 1190-1191.
- GARRAWAY, M.O.; WEINHOLD, A.R. (1968): Influence of ethanol on the distribution of glucose-¹⁴C assimilated by *Armillaria mellea*. Phytopathology 58, 1652-1657.
- GARRAWAY, M.O. (1970): Rhizomorph initiation and growth in *Armillaria mellea* promoted by o-aminobenzoic and p-aminobenzoic acids. Phytopathology 60, 861-865.
- GARRAWAY, M.O.; WEINHOLD, A.R. (1970): *Armillaria mellea* infection structures: rhizomorphs. In: TOUSSOUN, T.A.; BEGA, R.V.; NELSON, P.E. (Hrsg.): Univ. of California Press, 122-124.
- GARRAWAY, M.O. (1975): Stimulation of *Armillaria mellea* growth by plant hormones in relation to the concentration and type of carbohydrate. Eur. J. For. Path. 5, 35-43.
- GARRAWAY, M.O.; EDWARDS, D.F. (1983): Casein hydrolyzate enhances rhizomorph production and polyphenoloxidase activity in *Armillaria mellea*. Phytopathology 73, 815 (Abstr.).
- GARRETT, S.D. (1953): Rhizomorph behaviour in *Armillaria mellea* (Vahl) Quél. I. Factors controlling rhizomorph initiation by *A. mellea* in pure culture. Ann. Bot. 17, 63-79.
- GARRETT, S.D. (1956): Rhizomorph behaviour in *Armillaria mellea* (Vahl) Quél. II. Logistics of infection. Ann. Bot. 20, 193-209.
- GARRETT, S.D. (1965): Ecology of soil-borne plant pathogens, Berkeley, 12-13.
- GÄUMANN, E. (1951): Pflanzliche Infektionslehre, 2. Aufl. Basel.
- GÄUMANN, E. (1964): Die Pilze, 2. Aufl. Basel.
- GIBSON, Corbett (1964): Variation in isolates from *Armillariaroot* disease. Phytopathology 54, 122-123.

- GILMOUR, J.W. (1954): *Armillaria mellea* (Vahl) Sacc. in New Zealand forests. For. Res. Inst. N.Z. For. Service.
- GOTTRUP, O.; O'SULLIVAN, P.A.; SCHRAA, R.J.; VANDENBORN, W.H. (1976): Uptake, translocation, metabolism and selectivity of glyphosate in Canada thistle and leafy spurge. Weed Res. 16, 197-201.
- GOVIN, F.R. (1979): Controlling brambles in established Christmas tree plantations with glyphosate. HortScience 14, 189-190.
- GRAF, J.W. (1982): Untersuchungen zur Aufklärung des "Spitz-ahornsterbens". Diss. München.
- GRAMSS, G. (1983): Examination of low-pathogenicity isolates of *Armillaria mellea* from natural stands of *Picea abies* in Middle-Europe. Eur. J. For. Path. 13, 142-151.
- GRATKOWSKI, H.J. (1977): Seasonal effects of phenoxy herbicides on ponderosa pine and associated brush species. Forest Sci. 23, 2-12.
- GRATKOWSKI, H.J. (1978): Annual Variation in effect of 2,4-D and 2,4,5-T on ponderosa pine. Forest Sci. 24, 281-287.
- GREMMEN, J. (1976): De werkelijke betekenis van de honingzwam bij het avsterven van bomen. Ned. Boschb Tijdschr. 48, 103-106.
- GRESSHOFF, P.M. (1979): Growth inhibition by glyphosate and reversal of its action by phenylalanine and tyrosine. Aust. J. Plant Physiol. 6, 177-185.
- GRIFFIN, D.H. (1981): Fungal Physiology, New York, 86.
- DE GROOT, R.C. (1972): Growth of wood-inhabiting fungi in saturated atmospheres of monoterpenoids. Mycologia 64, 863-870.
- GROSSBARD, E.; WINGFIELD, G.I. (1978): Effects of paraquat, aminotriazole and glyphosate on cellulose decomposition. Weed Res. 18, 347-353.
- GROSSBARD, E.; HARRIS, D. (1981): Effects on straw decay of the herbicides paraquat and glyphosate in combination with nitrogen amendments. Ann. appl. Biol. 98, 277-288.
- GUILLAUMIN, J.J.; LEPRINCE, S. (1979): Influence de divers types de matière organique sur l'initiation et la croissance des rhizomorphes d'*Armillariella mellea* (Vahl.) Karst. dans le sol. Eur. J. For. Path. 9, 355-368.

- GUILLAUMIN, J.J.; RYKOWSKI, K. (1980): Studium modelowe infekcji *Armillariella mellea* orzecha włoskiego w warunkach kontrolowanych. *Folia Forestal. Polon.* 24, 191-213.
- GUILLAUMIN, J.J.; BERTHELAY, S. (1981): Détermination spécifique des armillaires par la méthode des groupes de compatibilité sexuelle. Spécialisation écologique des espèces françaises. *Agronomie* 1, 10, 897-908.
- GUILLAUMIN, J.J.; MERLIER, S.; DUBOS, B. (1982): Les pourricliés à *Armillariella* et *Rosellinia* en France sur vigne, arbres fruitiers et cultures florales. I. Etiologie et Symptomatologie. *Agronomie* 2, 1, 71-80.
- GUILLAUMIN, J.J. (1983): Les différentes espèces D'Armillaires existant en France: méthodes de détermination, repartition et écologie. Institut National de la Recherche Agronomique.
- GUSSONE, H.J.; RÜHRIG, E. (1980): Über Notwendigkeiten und Grenzen der Verwendung von Herbiziden im Walde. *AFZ* 35, 1045-1048.
- HAMADA, M. (1939): Studien über die Mycorrhiza von *Galeola septentrionalis* Reichb. f.-Ein neuer Fall der Mycorrhiza-Bildung durch intra-radikale Rhizomorpha. *Japanese Journal of Botany* 10, 152-211.
- HAMADA, M. (1940): Physiologisch-morphologische Studien über *Armillaria mellea* (Vahl) Quélet., mit besonderer Rücksicht auf die Oxalsäurebildung. *Japanese Journal of Botany* 10, 387-463.
- HANDKE, H.H. (1963): Zur Fruchtkörperbildung holzbewohnender Basidiomyceten in Kultur. In: LVR, H.; GILLWALD, W. (Hrsg.): *Holzerstörung durch Pilze*, Berlin, 43-50.
- HARRIS, D.; GROSSBARD, E. (1979): Effects of the herbicides gramoxone and Roundup on *Septoria nodorum*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 73, 27-33.
- HARTIG, R. (1874): *Wichtige Krankheiten der Waldbäume*, 12.
- HARTIG, R. (1900): *Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten*, 3. Aufl. Berlin.
- HAUF, M. (1972): Pflanzenschutzentwicklung in Deutschland 1946-71. *BASF Mitteilungen für den Landbau*, 1-26.
- HEITEFUSS, R. (1970): Nebenwirkungen von Herbiziden auf Pflanzenkrankheiten und deren Erreger. *Z. PflKrankh PflPath PflSchutz Sonderheft V*, 117-127.
- HEITEFUSS, R. (1973): Der Einfluß von Herbiziden auf bodenbürtige Pflanzenkrankheiten. *Proc. Eur. Weed Res. Cont. Symp. Herbicides Soil*, 99-128.

- HEITEFUSS, R. (1975): Pflanzenschutz. Grundlagen der praktischen Phytomedizin, Stuttgart.
- HESKO, J. (1967): Zur Frage der Pilzkrankheit im Kalamitätsgebiet der Tanne in der Slowakei. Otázky ochrany lesov na Slovenska, Bratislava.
- HESKOVA, A. (1973): Problematika boja s drevokaznými hubami *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kumm. a *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. Ved. Pr. Vuh. Zvolen 18, 117-153.
- HINTIKKA, V. (1974): Notes on the ecology of *Armillaria mellea* in Finland. Karstenia 14, 12-31.
- HLAWICZKA, A. (1972): Problem opieńki miodowej (*Armillaria mellea* Vahl) w drzewostanach świerkowych Beskidu Śląskiego. Sylwan 116, 49-58.
- HOAGLAND, R.E.; DUKE, S.O. (1982): Biochemical effects of glyphosate (N-(phosphonomethyl)glycine). Acs. Symp. Series 181, 175-205.
- HODGES, C.F. (1977): Postemergent herbicides and the biology of *Drechslera sorokiniana*: Effects on conidial germination, vegetative growth, and reproduction. Mycologia 69, 1083-1094.
- HODGES, C.F. (1978): Postemergent herbicides and the biology of *Drechslera sorokiniana*: INfluence on severity leaf spot on *Poa pratensis*. Phytopathology 68, 1359-1363.
- HODGES, C.F. (1980): Interaction of sequential leaf senescence of *Poa pratensis* and pathogenesis by *Drechslera sorokiniana* as influenced by postemergent herbicides. Phytopathology 70, 628-630.
- HODGES, C.F. (1982): Influence of preemergence herbicides on pathogenesis by *Drechslera sorokiniana* on sequentially senescent leaves of *Poa pratensis*. Can. J. Bot. 60, 186-190.
- HOFFMANN, G.M.; NIENHAUS, F.; SCHÖNBECK, F.; WELTZIEN, H.C.; WILBERT, H. (1976): Lehrbuch der Phytomedizin, Berlin - Hamburg.
- HOLLÄNDER, H.; AMRHEIN, N. (1980): The site of the inhibition of the shikimate pathway by glyphosate. I. Inhibition by glyphosate of phenylpropanoid synthesis in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). Plant Physiology 66, 823-829.
- HOLLIDAY, M.J.; KEEN, N.T. (1982): The role of phytoalexins in the resistance of soybean leaves to Bacteria: Effect of glyphosate on Glyceollin accumulation. Phytopathology 72, 1470-1474.

- HOLZNER, W. (1973): Forschungsergebnisse der modernen Ökologie in ihrer Bedeutung für die Biologie und Bekämpfung der Unkräuter. Die Bodenkultur 24, 61-74.
- HORSLEY, S.B. (1982): Development of reproduction in Allegheni hardwood stands after herbicide-clearcuts and herbicide shelterwood-cuts. USDA, For. Serv. Res. Note NE-308.
- HRIB, J.; RYPAČEK, V.R. (1981): A simple callus test to determine the aggressiveness of wood-destroying fungi. Eur. J. For. Path. 11, 270-274.
- HUBBES, M.; LIN, J.-Y.C. (1978): The influence of chemical factors on the selectivity of *Pinus resinosa* stumps for *Fomes annosus*. II. Chemical analysis of extractives obtained from *Pinus resinosa* after wounding and their affect on *Fomes annosus* in vitro. Eur. J. For. Path. 10, 1-16.
- HUDAK, J.; WELLS, R.F. (1974): Armillaria root rot in aphid-damaged Balsam fir in Newfoundland. For. Chron. 50, 74-76.
- HURLE, K. (1982): Untersuchungen zum Abbau von Herbiziden in Böden. Berlin - Hamburg.
- HUSS, J. (1969): Chemische Läuterung bei Nadelbäumen. I. Teil: Die Anwendung von Arboriziden bei der Kiefer. Forstarchiv 40, 213-220.
- HUSS, J. (1970): Chemische Läuterung bei Nadelbäumen. II. Teil: Die Anwendung von Arboriziden bei Fichte und Lärche sowie vergleichsweise einzelnen Laubbaumarten. Forstarchiv 41, 116-122.
- HUSS, J. (1975): Neue Ansätze für die Anwendung von Arboriziden bei der Jungbestandspflege, besonders der Nadelbäume. Forsttechnische Informationen 27, 9-16.
- IBENTHAL, W.-D.; HEITEFUSS, R. (1979): Nebenwirkungen herbizider Harnstoff- und Triazinderivate auf den Befall von Weizen mit *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. I. Herbizidbedingte Einflüsse auf den Mehltaubefall und den Ertrag von Weizen. Phytopath. Z. 95, 111-127.
- IBENTHAL, W.-D.; HEITEFUSS, R. (1979): Nebenwirkungen herbizider Harnstoff- und Triazinderivate auf den Befall von Weizen mit *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. II. Physiologische und biochemische Untersuchungen über die Ursachen der indirekten Nebenwirkungen der Herbizide auf den Mehltaubefall. Phytopath. Z. 95, 193-209.
- ILOBA, CH. (1976): The effects of some herbicides on the development of ectotrophic mycorrhiza of *Pinus sylvestris* L. Eur. J. For. Path. 6, 312-318.

- ILOBA, CH. (1978): The influence of 2,4-D on ectomycorrhizal symbiosis in pine and spruce seedlings. Eur. J. For. Path. 8, 379-383.
- INGRAM, D.M.; ROY, K.W. (1982): In vitro effects of preplant incorporated herbicides on fungal pathogens of cotton seedlings. Phytopathology 72, 955 (Abstr.).
- JACOBSEN, B.J.; HOPEN, H.J. (1981): Influence of herbicides on Aphanomyces root rot of peas. Plant Dis. January.
- JAWORSKY, E.G. (1972): Mode of action of N-phosphonomethyl glycine: Inhibition of aromatic amino acid biosynthesis. J. Agr. Food Chem. 20, 1195-1198.
- JOHNSON, A.L.S.; WALLIS, G.W.; FOSTER, R.E. (1972): Impact of root rot and other diseases in young Douglas-fir plantations. For. Chron. 48, 316-319.
- KABLE, P.F. (1974): Spread of Armillariella Sp. in a peach orchard. Trans. Br. mycol. Soc. 62, 89-98.
- KAQ, T.-C.; WANG, C.-C. (1981): Studies on the effect of herbicides on growth of Rhizobia and development of root nodules. III. The interaction between herbicides and Rhizobia in pure culture. J. Agr. Ass. China, New Series 114, 60 (Abstr.).
- KARNER, L.; KLIEFOTH, R. (1976): Untersuchungen über Einsatztermin und über Folgewirkungen der Lägerungspatrone bei der Fichte. AFZ 31, 593-596.
- KARR, G.W. jr.; GUDALSKAS, R.T.; DICKENS, R. (1979): Effects of three herbicides on selected pathogens and diseases of turfgrasses. Dis. Contr. and Pest Management 69, 279-282.
- KARSTEN, P.A. (1881): Hymenomycetes fennici. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 2, 1-40.
- KEEN, N.T.; HOLLIDAY, M.J.; YOSHIKAWA, M. (1982): Effects of glyphosate on glyceollin production and the expression of resistance to Phytophthora megasperma f. sp. glycinea in soybean. Phytopathology 72, 1467-1469.
- KELLER, J. (1980): Erfahrungen mit Roundup zur chemischen Lägerung im Korbverfahren. AFZ 17, 446.
- KEYLWERTH, R. (1949): Hygroskopische Isothermen für Fichtenholz. Holzzentr.-Bl. 75.
- KILE, G.A. (1978): Armillaria in Australian forests. In: Proc. 5th Internat. Conf. on problems of root and butt rot in conifers. Kassel, 205-214.

- KILE, G.A. (1980): Behaviour of an *Armillaria* in some *Eucalyptus obliqua* - *Eucalyptus regnans* forests in Tasmania and its role in their decline. *Eur. J. For. Path.* 10, 278-296.
- KILLMER, J.; WIDHOLM, J.; SLIFE, F. (1981): Reversal of glyphosate inhibition of carrot cell culture growth by glycolytic intermediates and organic and amino acids. *Plant Physiol.* 68, 1299-1302.
- KITCHEN, L.M.; WITT, W.W.; RIECK, C.E. (1981 a): Inhibition of chlorophyll accumulation by glyphosate. *Weed Sci.* 29, 513-516.
- KITCHEN, L.M.; WITT, W.W.; RIECK, C.E. (1981 b): Inhibition of δ -aminolevulinic acid synthesis by glyphosate. *Weed Sci.* 29, 571-577.
- KLUGE, E.; WAGENBRETH, D. (1971): Bekämpfung der Umfallkrankheit in Forstbaumschulen. *Forstwirtschaft* 21,2.
- KLINKOWSKI, M.; MÜHLE, E.; REINMUTH, E. (1965): Grundlagen und allgemeine Probleme der Phytopathologie und des Pflanzenschutzes, Berlin.
- KOCH, W.; HURLE, K. (1978): Grundlagen der Unkrautbekämpfung, Stuttgart.
- KÖHLER, E. (1955): Zusammenhänge zwischen der Behandlung von Pflanzen mit herbiziden Wuchsstoffen und ihrem Befall durch pathogene Pilze. Diss. Hohenheim.
- KOLBEZEN, M.J.; MUNNECKE, D.E.; WILBUR, W.D.; STOLZY, L.H.; ABU-EL-HAJ, F.J.; SZUSKIEWICZ, T.E. (1974): Factors that affect deep penetration of field soils by methyl bromide. *Hilgardia* 42, 465-492.
- KORHONEN, K.; HINTIKKA, V. (1974): Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillaria mellea*. *Arch. Microbiol.* 95, 187-192.
- KORHONEN, K. (1978): Interfertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex. *Karstenia* 18, 31-42.
- KORHONEN, K. (1978): Interfertility studies on the *Armillariella mellea* complex and on *Heterobasidion annosum*. *Finnish For. Res. Inst.* 259-266.
- KORHONEN, K.; HINTIKKA, V. (1980): Simple isolation and inoculation methods for fungal cultures. *Karstenia* 20, 19-22.
- KORHONEN, K. (1980): The origin of clamped and clampless basidia in *Armillariella ostoyae*, *Karstenia* 20, 23-27.

- KORHONEN, K. (1983): Observations on nuclear migration and heterokaryotization in *Armillaria*. Finnish For. Res. Inst. 79-85.
- KORHONEN, K. (1981): Some aspects of the life cycle studies on *Heterobasidion annosum* and *Armillariella mellea*. In: Root and butt rot in Scotch pine stands, IUFRO working party, Poznań, Polen.
- KOWALSKI, S. (1970): Mycorrhizal synthesis of *Pinus sylvestris* L. and *Fomes annosus* (Fr.) Cke. Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences Cl. V. 18, 405-408.
- KUMMER, P. (1871): Der Führer in die Pilzkunde.
- KUSANO, S. (1910): *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. J.Col.Agr., Jap. Univ. Tokyo 4, 1-66.
- LA ÖKOLOGIE, LANDSCHAFTSENTWICKLUNG UND FORSTPLANUNG NRW (1977): Dokumentation zur Gefährlichkeit der Anwendung von 2,4,5-T - insbesondere von Tormona - im Wald.
- LAMPSON, P. (1954): Untersuchungen über das Myzelwachstum des Hallimasch (*Armillaria mellea* (Vahl) Quéf.). Diss. Hann. Münden.
- LANG, K.J. (1977): Immissionsbelastung und Anfälligkeit gegenüber Schadpilzen und Insekten. Forstwiss. Cbl. 96, 72-75.
- LANZ, W. (1974): Zur Pflege von Kiefern und Douglasien (Fi)-Kulturen auf diluvialen Sandstandorten. AFZ 29, 211-214.
- LANZ, W. (1975): Ein neues Verfahren der chemischen Läuterung in Laub- und Nadelholzbeständen. Forst- und Holzwirt 30, 355-364.
- LAURENCE, J.A. (1981): Effects of air pollutants on plant-pathogen interactions. Z. PflKrankh.
- LEEMANS, K. (1983): pers. Mitteilung (MONSANTO).
- LICHTENSTEIN, E.P.; LIANG, T.T.; ANDEREGG, B.N. (1973): Synergism of insecticides by herbicides. Science 181, 847-849.
- LILLY, V.G.; BARNETT, H.L. (1951): Physiology of the fungi, New York.
- LIN, J.-Y.C.; HUBBES, M. (1979): The influence of chemical factors on the selectivity of *Pinus resinosa* stumps for *Fomes annosus*. I. In vitro studies on chemical changes in *Pinus resinosa* as a response to wounding. Eur. J. For. Path. 9, 288-298.
- LISI, A.G. (1932): A cultural study of *Armillaria mellea* (Vahl) Quéf. Diss. Philadelphia.

- LOHBECK, H.; OSTHOFF, H. (1981): Praktische Erfahrungen mit Roundup in der Buchenläuterung. AFZ 6, 116-117.
- LONGCHAMP, R.; GAUTHERET, R. (1949): Recherches sur la desherbage des champs des céréales au moyen de l'acide 2,4-dichlor-phenoxy-acétique. Compt. rend. Acad. Sci. 228, 861-862.
- LOPEZ-REAL, J.M. (1975): Formation of pseudosclerotia ('zone lines') in wood decayed by *Armillaria mellea* and *Stereum hirsutum*. I. Morphological aspects. Trans. Br. mycol. Soc. 64, 465-471.
- LUCKEY, T.D. (1959): Antibiotics in nutrition. In: GOLDBERG, H.S. (Hrsg.): Antibiotics, their chemistry and non-medical uses. Princeton.
- LUND-HØIE, K. (1975): N-phosphonomethylglycine (glyphosate), an alternative to commercial pre- and postemergence herbicides for the control of unwanted plant species in forest plantations in Norway. Scientific Reports of the Agricultural Univ. of Norway 54, 1-14.
- LUND-HØIE, K. (1976): The correlation between the tolerance of Norway spruce (*Picea abies*) to glyphosate (N-phosphonomethylglycine) and the uptake, distribution and metabolism of the herbicide in the spruce plants. Scientific Reports of the Agricultural Univ. of Norway, 55, 1-26.
- LUND-HØIE, K. (1979): The physiological fate of glyphosate ¹⁴C in *Betula verrucosa* and *Fraxinus excelsior*. The effect of ammonium sulphate and the environment on the herbicide. Scientific Reports of the Agricultural Univ. of Norway 58, 1-24.
- LUND-HØIE, K. (1983): The influence of different light conditions on the distribution pattern of glyphosate (N-phosphonomethylglycine) in Scotch pine (*Pinus silvestris* L.). Scientific Reports of the Agricultural Univ. of Norway 62, 1-11.
- LUND-HØIE, K. (1983): The influence of temperature on the phytotoxic effect of glyphosate on Norway spruce (*Picea abies* L.). Crop. Protection 2, 409-416.
- LUNG-ESCARMANT, B.; DUNÉZ, J.; MONSIEUX, M. (1978): La différenciation sérologique des formes typique et atypique d'*Armillaire* (*Armillaria mellea*), une preuve supplémentaire de la valeur du critère immunologique dans la taxonomie des Champignons. C.R. Acad. Sc. Paris, 287, D, 475-478.
- LUNG-ESCARMANT, B.; DUNÉZ, J. (1979): Differentiation of *Armillariell* and *Clitocybe* Species by the use of the immunoenzymatic ELISA procedure. Ann. Phytopathol. 11, 11, 515-518.

- LUNG-ESCAEMANT, B.; DUNEZ, J. (1980): Les propriétés immunologiques, un critère possible de classification de l'Armillaire. Ann. Phytopathol. 12, 57-70.
- LUNG-ESCAEMANT, B. (1981): Le problème de l'Armillaire en forêt de Gascogne. European Regional Meeting IUFRO working party 82, Poznań, Polen.
- MADSEN, J.P.; HODGES, C.F. (1983): Soluble sugars and free amino acids of *Poa pratensis* exposed to chlorophenox herbicides and pathogenesis by *Drechslera sorokiniana*. Phytopathology 73, 737-740.
- MADZIARA-BORUSIEWICZ, K.; STRZELECKA, H. (1977): Conditions of spruce (*Picea excelsa* Lk.) in festation by the engraver beetle (*Ips typographus* L.) in mountains of Poland. Zeitschrift für angewandte Entomologie 83, 409-415.
- MAYER-BODE, H. (1971): Herbizide und ihre Rückstände, Stuttgart.
- MÁLEK, J. (1966): Zur Verbreitung des Hallimasches - *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kumm. - und der Rotfäule in den Waldtypengruppen. Česká Mykologie 20, 220-225.
- MANKA, K. (1978): Soil-site conditions in relation to the *Armillariella mellea* problem. In: Proc. 5th Internat. Conference on problems of root and butt rot in conifers, Kassel.
- MARCUS, O. (1954): Schäden und Mißbildungen bei Zuckerrüben durch 2,4-D. Nachrichtenbl. deutsch. Pflanzenschutzdienst 4, 74-76.
- MARXMÜLLER, H.; PRINTZ, P. (1982): Honningsvampe, Svympe 5, 1-10, 59-60.
- MARXMÜLLER, H. (1982): Etude morphologique des *Armillaria* ss.str. a Anneau. Bulletin de la Société Mycologique de France 98, 87-124.
- MCINTOSH, A.H.; MACFARLANE, I.; CHAMBERLAIN, K; DAWSON, G.W. (1983): Effects of 3,5-dichloro- and other phenoxacetic acids, als foliar sprays on clubroot of cabbage. Z. PflKrankh PflSchutz 90, 127-131.
- MCLEAN, N.A. (1950): Variation in monospore culture of *Armillaria mellea*. Phytopathology 40, 968 (Abstr.).
- MEJSTRIK, V. (1969): Inoculation of *Pinus silvestris* L. and *Picea excelsa* (Lam.) Link. with *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kumm. for mycorrhiza formation. Česká Mykologie 23, 252-255.

- MEYER, F. (1974): Untersuchungen über das Vorkommen von Pilzen an Buche (*Fagus silvatica*) auf verschiedenen Standorten im Reg. Bez. Detmold. Examensarbeit P.H. Bielefeld.
- MICHAEL, J.L. (1980): Long-term impact of aerial application of 2,4,5-T to longleaf pine (*Pinus palustris*. Weed Sci. 25, 255-257.
- MILLER, P.M.; AHRENS, J.F. (1964): Effect of an herbicide, a nematocide and a fungicide on *Rhizoctonia infestans* of *Taxus*. Phytopathology 54, 901.
- MILLIKAN, D.F.; FIELDS, M.L. (1964): Influence of some representative herbicidal chemicals upon the growth of some soil fungi. Phytopathology 54, 901.
- MONSANTO, (1976): Vorläufige Gebrauchsanweisung für den Einsatz von Roundup zur Farnbekämpfung im Forst. Düsseldorf.
- MOODY, A.R.; WEINHOLD, A.R. (1972): Stimulation of rhizomorph production by *Armillaria mellea* with lipid from tree roots. Phytopathology 62, 1347-1350.
- MORRISON, D.J. (1973): Variation among isolates of *Armillaria mellea*. Abstracts of Papers, 2nd Internat. Congress of Plant Pathology, Minneapolis, 871.
- MORRISON, D.J. (1974): Effect of soil pH on rhizomorph growth of *Armillaria mellea*. Bi-mon. Res. Notes 30, 18-19.
- MORRISON, D.J. (1976): Vertical distribution of *Armillaria mellea* rhizomorphs in soil. Trans. Br. mycol. Soc. 66, 393-399.
- MORRISON, D.J. (1982): Variation among British isolates of *Armillaria mellea*. Trans. Br. mycol. Soc. 78, 459-464.
- MUKULA, J.; SILTANEN, H.; ROSENBERG, CH.; IDÄNPÄÄ-HEIKKILÄ, J.; LALLUKKA, R. (1978): Phenoxy herbicide residues in warberries, mushrooms and the twigs of some forest plants. Annales Agriculturae Fenniae 17, 23-31.
- MUENCH, F. (1932): Agaricaceae, Blätterpilze. In: SORAUER: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. III, Berlin, 391-403.
- MÜNCH, W.D. (1972): Änderungen der Artenzusammensetzung von Unkräutern in Forstkulturen nach Herbiziden. Z. PflKrankh PflSchutz 79, 485-496.
- MUNNECKE, D.E.; KOLBEZEN, M.J.; WILBUR, W.D. (1973): Effect of methyl bromide or carbon disulfide on *Armillaria* and *Trichoderma* growing on Agar medium and relation to survival of *Armillaria* in soil following fumigation. Phytopathology 63, 1352-1357.

- OHR, H.D.; MUNNECKE, D.E. (1973): Control of *Armillaria mellea* by an integrated chemical and biological method. In: BRUEHL, G.W.C. (Hrsg.): Biology and control of soil-borne plant pathogens.
- MUNNECKE, D.E.; WILBUR, W.D.; DARLEY, E.F. (1976): Effect of heating or drying on *Armillaria mellea* or *Trichoderma viride* and the relation to survival of *A. mellea* in soil. *Phytopathology* 66, 1363-1368.
- MUNNECKE, D.E.; KOLBEZEN, M.J.; WILBUR, W.D.; OHR, H.D. (1981): Interactions involved in controlling *Armillaria mellea*. *Plant Dis.* 65, 384-389.
- NASH, R.G.; HARRIS, W.G. (1973): Screening for phytotoxic pesticide interactions. *J. Environm. Qual.* 2, 493-497.
- NATTI, J.J.; SZKOLNIK, M. (1954): Influence of growth regulators on resistance of bean to *Colletotrichum lindemuthianum*. *Phytopathology* 44, 111-112.
- NEELY, D.; CROWLEY, W.R. jr. (1974): Toxicity of soil-applied herbicides to shade trees. *HortScience* 9, 147-149.
- NEWTON, M.; OVERTON, W.S. (1973): Direct and indirect effects of atrazine, 2,4-D, and dalapon mixtures on conifers. *Weed Sci.* 21, 269-275.
- NILLSON, H.E. (1969): Studies of root- and foot rot diseases of cereal and grasses. I. On resistance to *Ophiobolus graminis* Sacc. *Lantbrukshögskolans Annaler* 35, 275-307.
- NILSSON, H.-E. (1977): Influence of herbicides on infection by *Verticillium dahliae* on oil seed rape, *Brassica napus* var *oleifera*. *Phytopath.* 2. 90, 361-363.
- OBERMILLER, J. (1924): Die Einstellung von Luft auf bestimmte Trocknungs- oder Feuchtungsgrade mit Hilfe von Salzen und ähnlichen Stoffen und das relative Trocknungsvermögen der Stoffe als Maß ihrer Hygroskopie. *Ztschr. f. phys. Chemie* 109, 145-164.
- ODURO, K.A. (1975): Phytopathological studies: I. Isolation and identification of antibiotics produced in culture by *Armillaria mellea*. *Diss. Abstr. International*, 23-24.
- OHR, H.D. (1972): The interaction of *Armillaria mellea* and *Trichoderma* spp as modified by methyl bromide. *Diss. Riverside/Cal.*
- OHR, H.D.; MUNNECKE, D.E. (1974): Effects of methyl bromide on antibiotic production of *Armillaria mellea*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 62, 65-72.

- OKA, J.N.; PIMENTEL, D. (1976): Herbicide (2,4-D) increases insect and pathogen pests on corn. *Science* 193, 239-240.
- OLBERG, R. (1974): Wie reagieren Fichten-Kulturen auf Unkrautbekämpfung? *Allg. Forst- und Jagdztg.* 145, 212-219.
- OLBERG-KALLFASS, R. (1977): Chemische Unkrautbekämpfung im Walde. *Z. PflKrankh PflSchutz* 84, 559-572.
- ONO, K. (1970): Effect of soil conditions on the occurrence of *Armillaria* root rot of Japanese larch. *Bulletin of the Government For. Experiment Station* 229, Tokyo. Résumé 208-260.
- O'SULLIVAN, P.A.; O'DONOVAN, J.T. (1980): Interaction between glyphosate and various herbicides for broadleaved weed control. *Weed Res.* 20, 255-260.
- O'SULLIVAN, P.A.; O'DONOVAN, J.T. (1980): Influence of various herbicides and Tween 20 on the effectiveness of glyphosate. *Can. J. Plant Sci.* 60, 939-945.
- OTTA, J.D. (1974): Effects of 2,4-D herbicide on Siberian Elm. *For. Sci.* 20, 287-290.
- OU, L.-T.; DAVIDSON, J.M.; ROTHWELL, D.F. (1978): Response of soil microflora to high 2,4-D applications. *Soil Biol. Biochem.* 10, 443-445.
- OLEVEY, J. (1973): Untersuchungen über die physiologischen Ursachen der Nebenwirkungen von Simazin auf den Befall von Weizen mit *Erysiphe graminis*. Diss. Göttingen.
- PAESCHKE, R.R.; HEITFUSS, R. (1978): Der einfluß von Herbiziden auf metabolisch aktive Bakterien und Pilze im Boden bei erstmaliger und mehrjähriger Anwendung. *Z. PflKrankh PflSchutz* 85, 471-481.
- PALL, O.; BOBES, I. (1974): Effect of herbicides on *Helminthosporium gramineum* Rabh., pathogen of barley. *Luc. Sti.*, Institut Agronomic, Dr. Petru Groza Cluj, *Agricultura* 28, 273-278.
- PALLAS, J.E. jr. (1963): Absorption and translocation of the triethylamine salt of 2,4-D and 2,4,5-T in four woody species. *For. Sci.* 9, 485-492.
- PAPAZIAN, H.P. (1950): Physiology of the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. *Botanical Gazette* 112, 143-163.
- PATTON, R.F. (1951): Needle drop and root rot diseases of pines. II. *Armillaria* root rot in pine plantations and inoculated potted trees. *Theses, Univ. of Wisconsin.*

PATTON, R.F.; RIKER, A.J. (1959): Artificial inoculations of pine and spruce trees with *Armillaria mellea*. Phytopathology 49, 615-622.

PEABODY, D.C.; MOTTA, J.J.; THERRIEN, C.D. (1978) Cytophotometric evidence for heteroploidy in the life cycle of *Armillaria mellea*. Mycologia 70, 489-498.

PEABODY, D.C.; MOTTA, J.J. (1979): The ultrastructure of nuclear division in *Armillaria mellea*: meiosis I. Can. J. Bot. 57, 1860-1872.

PEACE, T.R. (1962): Pathology of trees and shrubs. Oxford.

PECHMANN, H. von; AUFSESS, H. von (1971): Untersuchungen über die Erreger von Stammfäulen in Fichtenbeständen. Forstwiss. Cbl. 90, 259-284.

PEEK, R.-D.; WILLEITNER, H.; HARM, U. (1980): Farbindikatoren zur Bestimmung von Pilzbefall im Holz. Holz als Roh- und Werkstoff 38, 225-229.

PEER, H. (1976): Experimentelle Untersuchungen zur Konkurrenzskraft von Forstunkräutern auf Fichten. Forstwiss. Cbl.

*)

PETRIE, G.A. (1973): Herbicide damage and infection of rape by blackleg fungus, *Leptosphaeria maculans*. Can. Plant Dis. Surv. 53, 26-28.

PREEST, D. (1979): Ester formulation and surfactant affect response of radiata pine and gorse seedlings to 2,4,5-T. N.Z. Journal of Forestry Science 9, 44-52.

PRONOS, J.; PATTON, R.F. (1977): *Armillaria* root rot of red pine planted on oak sites in Wisconsin. Plant Dis. Reprtr 61, 955-958.

PRONOS, J.; PATTON, R.F. (1978): Penetration and colonization of oak roots by *Armillaria mellea* in Wisconsin. Eur. J. For. Path. 8, 259-267.

PRONOS, J.; PATTON, R.F. (1979): The effect of chlorophenoxy acid herbicides on growth and rhizomorph production of *Armillariella mellea*. Phytopathology 69, 136-141.

QUÉLET, L. (1872): Les champignons du Jura et des Vosges. (I).- Mém. Soc. Emul. Montbéliard (II) 5, 42-332.

QUINTANHILA, A. (1937): Contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller. C.R. Soc. Biol. 127, 1245.

RAABE, R.D. (1955): Variation in pathogenicity of isolates of *Armillaria mellea*. Pacific Division Abstracts, 695.

RAABE, R.D. (1966): Variation of *Armillaria mellea* in culture. Phytopathology 56, 1241-1244.

*) PERKOW, W. (1971, 1979): Wirksubstanzen der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel. Paul Parey Verlag, Berlin.

- RAABE, R.D. (1967): Variation in pathogenicity and virulence on *Armillaria mellea*. *Phytopathology* 57, 73-75.
- RAABE, R.D. (1969): Cultural variation of *Armillaria mellea* not related to pathogenicity and virulence. *Proc. 1st Internat. Citrus Symposium* 3, 1263-1272.
- RAABE, R.D. (1972): Variation in pathogenicity and virulence in single-spore isolates of *Armillaria mellea*. *Mycologia* 64, 1154-1159.
- RAABE, R.D.; DARLEY, E.F. (1975): Growth of *Armillaria mellea* in buried prunings of cherry trees. *Divisional Meeting Abstracts*, 117.
- RAABE, R.D. (1982): Variation in pathogenicity and virulence in *Fomes annosus* and *Armillaria mellea*. In: HEYBROEK, H.M.; STEPHAN, B.R.; WEISSENBERG, K von (Hrsg.): Resistance to diseases and pests in forest trees, Wageningen/Niederlande, 251-259.
- RAATIKAINEN, M.; SILTANEN, H.; ROSENBERG, CH.; RAATIKAINEN, T.; MUKULA, J (1979): Herbicide residues in cowberries, bilberries and lichens in controlled ground spraying experiments on woodland. *Annales Agriculturae Fenniae* 18, 112-116.
- RAPER, J.R. (1966): *Genetics of sexuality in higher fungi*, New York.
- RAYNER, A.D.M. (1977): Fungal colonization of hardwood stumps from natural sources. I. Non-Basidiomycetes. *Trans. Br. mycol. Soc.* 69, 291-302.
- RAYNER, A.D.M. (1977): Fungal colonization of hardwood stumps from natural sources. II. Basidiomycetes. *Trans. Br. mycol. Soc.* 69, 303-312.
- RAYNER, A.D.M. (1979): Internal spread of fungi inoculated into hardwood stumps. *New Phytol.* 82, 505-517.
- RECHLEBA (1915): *Der Hallimasch. Studien, Beobachtungen und Hypothesen.* *Forstwiss. Cbl.* 59, 384-392.
- REDFERN, D.B. (1968): The ecology of *Armillaria mellea* in Britain. *Biol. Control. Ann. Bot.* 32, 293-300.
- REDFERN, D.B. (1970): The ecology of *Armillaria mellea*: Rhizomorph through soil. In: TOUSSOUN, T.A.; BEGA, R.V.; NELSON, P.E. (Hrsg.): *Root diseases and soil-borne pathogens*, Berkeley, 147-149.
- REDFERN, D.B. (1973): The influence of substrate on rhizomorph growth and pathogenicity of *Armillaria mellea* isolates. *Abstracts of Papers, 2nd International Congress of Plant Pathology*, Minneapolis, 870.

- REDFERN, D.B. (1973): Growth and behaviour of *Armillaria mellea* rhizomorphs in soil. *Trans. Br. mycol. Soc.* 61, 569-581.
- REDFERN, D.B. (1975): The influence of food base on rhizomorph growth and pathogenicity of *Armillaria mellea* isolates. In: BRUEHL, G.W. (Hrsg.): *Biology and Control of soil-borne pathogens*, St. Paul/Minnesota, 69-73.
- REDFERN, D.B. (1978): Infection by *Armillaria mellea* and some factors affecting host resistance and the severity of disease. *Forestry* 51, 121-135.
- REINECKE, H.; ZITZEWITZ, H.von (1974): Das Barteröder Kulturturpflgeverfahren in Nadelholzkulturen. *Forst- und Holzw.* 29, 358-359.
- REITSMA, J. (1932): *Studien über Armillaria mellea* (Vahl) Qué1. Diss. Utrecht.
- REXRÖDE, C.O.; TRUE, R.P.; JONES, R.R. (1971): Influence of three herbicides on mat production and bark beetle attack in oak wilt trees. *Plant. Dis. Repr* 55, 1106-1107.
- RICE, P.F. (1969): Some biological effects of volatiles emanating from wood. *Can. J. Bot.* 48, 719-735.
- RICHARD, C. (1971): Sur l'activité antibiotique de l'*Armillaria mellea*. *Can. J. Microbiol.* 17, 1395-1399.
- RISHBETH, J. (197/): The role of basidiospores in stump infection by *Armillaria mellea*. In: TOUSSOUN, T.A.; BEGA, R.V.; NELSON, P.E. (Hrsg.): *Root diseases and soil-borne pathogens*, 141-146.
- RISHBETH, J. (1972): The production of rhizomorphs by *Armillaria mellea* from stumps. *Eur. J. For. Path.* 2, 193-205.
- RISHBETH, J. (1976): Chemical treatment and inoculation of hardwood stumps for control of *Armillaria mellea*. *Ann. appl. Biol.* 82, 57-70.
- RISHBETH, J. (1978): Effects of soil temperature and atmosphere on growth of *Armillaria* rhizomorphs. *Trans. Br. mycol. Soc.* 70, 213-220.
- RISHBETH, J. (1981): Modern aspects of biological control of Fomes and *Armillaria*. *Eur. J. For. Path.* 9, 331-340.
- RISHBETH, J. (1982): *Species of Armillaria in southern England*. *Plant Pathology* 31, 9-17.
- RODRIGUEZ-KABANA, R.; CURL, E.A.; FUNDERBURK, H.H. (1966): Effect of four herbicides on growth of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 56, 1332-1333.

- ROEDIGER, K.-J. (1978): Erfahrungen mit Roundup. Der Forst- und Holzwirt 33.
- ROHMEDER, E. (1967): Nachteilige Wirkungen eines Herbizids auf Gesundheit und Wuchsleistung von Pappeljungpflanzen. Forstwiss. Cbl. 86, 193-201.
- ROMAGNESI, H. (1962): Petit Atlas des Champignons, 2. Aufl. Paris.
- ROMAGNESI, H. (1970): Observations sur les Armillariella (I). Bull. Soc. Mycol. France 86, 257-268.
- ROMAGNESI, H. (1973): Observations sur les Armillariella. (II). - Bull. Soc. Mycol. France 89, 195-268.
- ROMAGNESI, H.; MARXMÜLLER, H. (1983): Etude complémentaire sur les Armillaires annelées. Bull. de la Soc. Mycol. de France 99, 301-324.
- ROSNEV, B.; TSANOVA, P. (1976): Damage by Armillaria mellea in walnut plantations. Gorskostopanska Nanka 13, 64-73.
- ROTH, L.F.; SHAW III, C.G.; MACKENZIE, M; CROCKETT, F. (1979): Early patterns of Armillaria root rot in New Zealand pine plantations converted from indigenous forest - an alternative interpretation. N.Z. J. For. Sci. 9, 316-323.
- RYKOWSKI, K. (1974): Observations on fructification of the honey fungus Armillaria mellea (Vahl.) Karst. in pure cultures. Prace Instytutu Bad. Les. 166-167.
- RYKOWSKI, K. (1974): The influence of inoculum on the variation on the increment of mycelium of Armillariella mellea (Vahl.) Karst. in pure culture. Prace. Inst. Bad. Les. 181.
- RYKOWSKI, K. (1976): Recherche sur la nutrition azotée de plusieurs souches de l'Armillaria mellea. I. L'utilisation de diverses sources d'azote. Eur. J. For. Path. 6, 211-221.
- RYKOWSKI, K. (1976): Recherche sur la nutrition azotée de plusieurs souches de l'Armillaria mellea. II. L'influence de différentes concentrations du carbone et de l'azote (C:N). Eur. J. For. Path. 6, 264-274.
- RYKOWSKI, K. (1978): Infection biology of Armillaria mellea /Vahl./Karst. In: Proc. 5th Internat. Conference on problems of root and butt rot in conifers, Kassel. IUFRO Wien, 215-233.
- RYKOWSKI, K. (1981): The role of food base in the production of rhizomorphs and pathogenicity of Armillaria mellea. Root and butt rots in Scotch pine stands, IUFRO Poznań, Polen, 106-114.

- RYPÁČEK, V. (1940): Studien über die pH-Regulation durch Pflanzengewebe. *Studia Bot. Cech.* 3, 81-129.
- RYPÁČEK, V. (1966): *Biologie holzzerstörender Pilze*, Jena 1966.
- SASAKI, S. (1967): Effects of herbicides on physiological functions of red pine, *Pinus resinosa* Ait. Ph.D. Univ. of Wisconsin.
- SCHIMAZONO, H. (1955): Oxalic acid decarboxylase, a new enzyme from the mycelium of wood-destroying fungi. *J. Biochem. Japan* 42, 321-340.
- SCHMID, R. (1954): Über die histologische Spezialisierung von Blatt- und Rindenpilzen, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zum Phloem. *Phytopath. Z.* 21, 407-432.
- SCHNEIDER, A. (1960): Neue Diagramme zur Bestimmung der relativen Luftfeuchtigkeit über gesättigten wässrigen Salzlösungen und wässrigen Schwefelsäurelösungen bei verschiedenen Temperaturen. *Holz als Roh- und Werkst.* 18, 269-272.
- SCHNURBEIN, U. von (1973): Rotfäule in Fichtenkulturen, ein Beitrag zur Erfolgskontrolle der Winkelpflanzung. Diss. Freiburg/Br.
- SCHÖNHAR, S. (1963): Chemische Unkrautbekämpfung im Forstpflanzgarten. *Forst- und Holzwirt* 18, 279-282.
- SCHÖNHAR, S. (1977): *Armillariella mellea* als Wurzel- und Stammfäuleerreger in Waldbeständen. Sammelreferat über die in den Jahren 1972-1976 erschienene Literatur, in: *Z. PflKrankh PflSchutz* 84, 304-315.
- SCHUCK, H.J.; SCHÜTT, P. (1975): Die Verteilung flüchtiger Terpene im Fichtenstamm und ihre Bedeutung für die Ausbreitungsresistenz gegenüber *Fomes annosus*. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167, 65-77.
- SCHULZ, H. (1888): Ueber Hefegifte. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 42, 517-541.
- SCHULZE, B.; THEDEN, G. (1938): Untersuchungen über die beim "Klötzchen"-Verfahren in den Kolleschalen vorhandenen Feuchtigkeitsverhältnisse. *Holz als Roh- und Werkst.* 1, 501-502.
- SCHÜTT, P. (1974): Probleme des Herbizideinsatzes in Waldökosystemen. *Forstwiss. Cbl.* 93, 52-56.

- SCHÜTT, P. (1975): Schäden durch den kombinierten Einsatz von Bioziden. Eur. J. For. Path. 5, 253-255.
- SCHÜTT, P. (1977): Bonituren der Rhizomorphenentwicklung. Hausmitteilung.
- SCHÜTT, P.; MASCHNING, E.; HERMECKE, C. (1978): Vorkommen und Entwicklung des Hallimasch (*Armillaria mellea*) in mechanisch und chemisch (2,4,5-T) abgetöteten Erlen. Forstwiss. Cbl. 97, 26-32.
- SCHÜTT, P.; SCHUCK, H.J. (1979): *Fomes annosus* sporocarps - their abundance on decayed logs left in the forest. Eur. J. For. Path. 9, 57-61.
- SCHÜTT, P. (1982): Trees, fungi and environment. In: HEYBROEK, H.M.; STEPHAN, B.R.; WEISSENBERG, K. von (Hrsg.): Resistance to diseases and pests in forest trees. Wageningen /Niederlande, 39-47.
- SCHWANTES, H.D.; SATTLER, P.W. (1971): Pilze - mit dem Planimeter gemessen. Mikrokosmos 8, 244-247.
- SCHWARTZ, W.; SCHWARTZ, A. (1961): Grundriß der allgemeinen Mikrobiologie, Berlin.
- SCHWERDTFEGGER, F. (1982): Die Waldkrankheiten, 4. Aufl., Hamburg - Berlin.
- SHAW, C.G.III (1977): *Armillaria* isolates from pine and hardwoods differ in pathogenicity to pine seedlings. Plant Dis. Reprtr 61, 416-418.
- SHAW, C.G. III; MACKENZIE, M.; TOES, E.H.A. (1980): Pentachlorophenol fails to protect seedlings of *Pinus radiata* from *Armillaria* root rot. Eur. J. For. Path. 10, 344-349.
- SHAW, C.G. III; MACKENZIE, M.; TOES, E.H.A.; HOOD, I.A. (1981): Cultural characteristics and pathogenicity to *Pinus radiata* of *Armillaria* *Novae-Zelandiae* and *A. limonea*. N.Z. J. For. Sci. 11, 65-70.
- SHIELDS, W.J. jr.; HOBBS, S.D. (1979): Soil nutrient levels and pH associated with *Armillariella mellea* on conifers in northern Idaho. Can. J. For. Res. 9, 45-48.
- SHIGO, A.L.; TIPPETT, J.T. (1981): Compartmentalization of decayed wood. USDA, Forest Service, Research Paper NE-488.
- SIEPMANN, R. (1982): Fruchtkörperbildung in vitro bei *Armillaria mellea*. Pers. Mitteilung.
- SILTANEN, H.; ROSENBERG, C. (1978): Analysis of 2,4-D and 2,4,5-T in lingonberries, wild mushrooms, birch and aspen foliage. Bulletin of Environmental Contamination & Toxicology, New York, 177-182.

- SILVERBERG, S.B.; GILBERTSON, R.L. (1961): Armillaria root rot in a northern white pine plantation. Plant Dis. Reprtr. 45, 389.
- SINGER, R. (1956): The Armillaria mellea group. Lloydia 19, 176-187.
- SINGER, R. (1975): The Agaricales in modern taxonomy. 3. Aufl. Vaduz.
- SINGER, R. (1977): An early fruiting Armillariella. Kew Bull. 31, 433-435.
- SINGER, R. (1977): Keys for the identification of the species of Agaricales I. Sydowia, Annales Mycologici Ser. II, 30. 192-279.
- SINGH, P. (1978): Armillaria root rot in Canadian forests: Status of the disease and research on it. In: Proc. 5th Internat. Conference on problems of root and butt rot in conifers, Kassel. IUFRO Wien, 197-204.
- SINGH, P. (1980): Armillaria root rot: Artificial inoculation and development of the disease in greenhouse. Eur. J. For. Path. 10, 420-431.
- SINGH, P. (1981): Armillaria mellea: Growth and distribution of rhizomorphs in the forest soils of Newfoundland. Eur. J. For. Path. 11, 208-220.
- SINGH, P. (1982): Severity of Armillaria mellea in soil with low pH and nutrient deficiency. Phytopathology 72, 966.
- SINGH, P. (1983): Armillaria root rot: Influence of soil nutrients and pH on the susceptibility of conifer species to the disease. Eur. J. For. Path. 13, 92-101.
- SMALL, J. (1929): Hydrogen-ion concentration in plant cells and tissues. Protoplasma Monograph 2.
- SMITH, A.M.; GRIFFIN, D.M. (1971): Oxygen and the ecology of Armillariella elegans Heim. Australian. J. Biol. Sciences 24, 231-262.
- SMITH, W.H. (1970): Tree Pathology. A short introduction, New York - London.
- SNIDER, P.J. (1959): Stages of development in rhizomorphic thalli of Armillaria mellea. Mycology 51, 693-707.
- SORAUER, P. (1934-41): Handbuch der Pflanzenkrankheiten, hg. von APPEL, O. 6. Aufl. 6 Bde. Berlin.
- SOUTHAM, C.M.; EHRLICH, J. (1943): Effects of extract of western red-cedar heartwood on certain wood-decaying fungi in culture. Phytopathology 33, 517-524.

- SPRANKLE, P.; MEGGITT, W.F.; PENNER, D. (1975): Rapid inactivation of glyphosate in the soil. *Weed Sci.* 23, 224-228.
- SPRANKLE, P.; MEGGITT, W.F.; PENNER, D. (1975): Adsorption, mobility, and microbial degradation of glyphosate in the soil. *Weed Sci.* 23, 229-234.
- STANDIFER, L.G. jr.; MELVILLE, D.R.; PHILLIPS, S.A. (1966): A possible interaction between herbicidal injury and the incidence of seedling disease in cotton plantings. *Proc. Sou. Weed Conf.* 19, 16-129.
- STEDMAN, D.J. (1981): The effect of three herbicides on the number of spores of *Rhynchosporium secalis* on barley stubble and volunteer plants. *Ann. app. Biol.* 100, 277-279.
- SULLIVAN, T.P. (1982): The Health and environmental safety aspects of Roundup herbicide: An overview. *Roundup Herbicide Bulletin* 3, St. Louis/Missouri.
- SUMNER, D.R. (1974): Interactions of herbicides and nematocides with root diseases of snap bean and southern pea. *Phytopathology* 64, 1353-1358.
- SWIFT, M.J. (1964): The biology of *A. mellea* in Central Africa. Ph.D. thesis, Univ. of London.
- SWIFT, M.J. (1965): Loss of suberin from bark tissue rotted by *Armillaria mellea*. *Nature* 207, 436-437.
- SWIFT, M.J. (1968): Inhibition of rhizomorph development by *Armillaria mellea* in Rhodesian forest soils. *Trans. Br. mycol. Soc.* 51, 241-247.
- SWIFT, M.J. (1971): *Armillaria mellea* in Central Africa. In: TOUSSOUN, T.A.; BEGA, R.V.; NELSON, P.E. (Hrsg.): *Root diseases and soil-borne pathogens*. Berkeley, 150-152.
- SWIFT, M.J. (1972): The ecology of *Armillaria mellea* Vahl (ex Fries) in the indigenous and exotic woodlands of Rhodesia. *Forestry* 45, 67-86.
- TCHANTURIA, N.N. (1947): *Kornevaya gnil schelkovize v Gruzii*. Solokov, D.V. 1964. *Arch. Microbiol.* 103, 279-282.
- THEDEN, G. (1941): Untersuchungen über die Feuchtigkeitsansprüche der wichtigsten in Gebäuden auftretenden holzzerstörenden Pilze. *Angew. Bot.* 23, 190-253.
- THOMAS, H.E. (1929): Studies on the nature of host resistance to *Armillaria mellea*. *Phytopathology* 19, 1140-1141.
- THOMAS, H.E. (1934): Studies on *Armillaria mellea* (Vahl) Quél infection, parasitism, and host resistance. *J. Agricult. Res.* 45, 187-218.

- TIPPETT, J.T.; SHIGO, A.L. (1981): Barriers to decay in conifer roots. *Eur. J. For. Path.* 11, 51-59.
- TOMMERUP, J.C.; BROADBENT, D. (1975): Nuclear fusion, meiosis and the origin of dikaryotic hyphae in *Armillaria mellea*. *Arch. Microbiol.* 103, 279-282.
- TSAO, G.T.-N. (1963): Production of oxalic acid by a wood-rotting fungus. *Appl. Microbiol.* 11, 249-254.
- UHLIG, S. (1961): Die Anwendung von Herbiziden in der Forstwirtschaft. *Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst* 16, 21-25.
- USCUPLIC, M. (1978): Susceptibility of *Pinus strobus* L. to *Armillaria mellea* (Vahl.) Qué. and possible control. In: *Proc. 5th Internat. Conference on problems of root and butt rot in conifers*, Kassel. IUFRO Wien, 267-271.
- VAHL, M. (1790): *Flora Danica*. Vol. 6 Facs 17, pl. 1013, Kopenhagen.
- VALASKOVA, E. (1969): Einfluß der Herbizide auf die Bodenpilze. *Ochr. rostr. Praha* 5, 55-64.
- VANCE, C.P. (1971): The effect of ethanol and other low molecular weight alcohols on phenols and phenol oxidizing enzymes in *Armillaria mellea* (Vahl) Qué. in relation to growth and rhizomorph development. Ph.D. thesis, Ohio State Univ.
- VANCE, C.P.; GARRAWAY, M.O. (1973): Growth stimulation of *Armillaria mellea* by ethanol and other alcohols in relation to phenol concentration. *Phytopathology* 63, 743-748.
- VERLOOP, A.; DAAMS, J. (1970): Beziehungen zwischen den Nebenwirkungen von Dichlobenil auf Holzgewächse und den Umwandlungen des Herbizids in Pflanzen und Boden. *Z. PflKrankh PflPath PflSchutz, Sonderheft V*, 141-146.
- VERREET, J.-A. (1978): Die Nebenwirkungen von im Raps eingesetzten Herbiziden auf phytopathogene Pilze. Diplomarbeit Bonn.
- VLOTEN, H. van (1936): Onderzoekingen over *Armillaria mellea* (Vahl) Qué. *Fungus, Wageningen* 8, 20-23.
- WAGENBRETH, D. (1971): Wirkung von Insektiziden (HCH, DDT) und Herbiziden (Atrazin, Prometryn) auf die Umfallkrankheit bei Kiefern (*Pinus silvestris* L.). *Beitr. f.d. Forstwirtschaft* 5, 133-139.
- WAGNER, F. (1955): Untersuchungen über die Einwirkung von 2,4-D und MCPA-Präparaten auf Wachstum und Conidienbildung phytopathologischer Pilze. *Archiv für Mikrobiologie* 22, 313-323.

- WALLNOFER, D. (1970): Die Wirkung von Herbiziden auf die Bodenmikroflora. Z. PflKrankh, Sonderheft V, 23-27.
- WALTER, B. (1970): Der Einfluß verschiedener Herbizide auf Struktur und Mikrobiologie des Bodens. Z. PflKrankh PflPath PflSchutz, Sonderheft V, 29-31.
- WALTER, H.; KREEB, K. (1970): Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung. Wien - New York.
- WARGO, P.M. (1972): Defoliation - induced chemical changes in sugar maple roots stimulate growth of *Armillaria mellea*. Phytopathology 62, 1278-1283.
- WARGO, P.M. (1974): Lysis of the cell wall of *Armillaria mellea* by enzymes from forest trees. Phytopathology 64, 588.
- WARGO, P.M.; HOUSTON, D.R. (1974): Infection of defoliated sugar maple trees by *Armillaria mellea*. Phytopathology 64, 817-822.
- WATLING, R.; KILE, G.A.; GREGORY, N.M. (1982): The genus *Armillaria* - nomenclature, typification, the identity of *Armillaria mellea* and species differentiation. Trans. Br. mycol. Soc. 78, 271-285.
- WEGLER, R. (1970): Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel, Bd. 2. Berlin - Heidelberg - New York.
- WEINHOLD, A.R.; GARRAWAY, M.O. (1966): Nitrogen and carbon nutrition of *Armillaria mellea* in relation to growth-promoting effects of ethanol. Phytopathology 56, 108-112.
- WELLENSTEIN, G. (1975): Biologische und ökologische Probleme bei einer Flugbegiftung unserer Wälder mit Derivaten der Phenoxycyessigsäure. Qual. plant. plant foods hum. Nut. 29, 1-19.
- WELLENSTEIN, G. (1974): Nochmals: Diskussion um Herbizide. Der Forst- und Holzwirt 29, 97 ff.
- WELLENSTEIN, G.; EICHNER, M.; SCHOLL, W. (1975): Das Rückstandsproblem nach Anwendung von Wuchsstoffherbiziden in der Forstwirtschaft. AFZ 146, 63-72.
- WENDEL, G.W.; KOCHENDERFER, J.N. (1982): Glyphosate controls hardwoods in West Virginia. USDA, Forest Service, Research Paper NE-497.
- WENT, F.W. (1973): Rhizomorphs in soil not connected with fungal fruiting bodies. Amer. J. Bot. 60, 103-110.
- WERNER, P.; LYR, H.; CASPERSON, G. (1978): Die Wirkung von Chloroneb, seinen Abbauprodukten sowie von chlorierten Phenolen auf das Wachstum und die Ultrastruktur verschiedener Pilzarten. Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz 14, 301-312.

- WIEDMAN, S.J.; APPLEBY, A.P. (1972): Plant growth stimulation by sublethal concentrations of herbicides. *Weed Res.* 12, 65-74.
- WILBUR, W.; MUNNECKE, D.F.; DARLEY, E.F. (1971): Seasonal development of *Armillaria* root rot of peach as influenced by fungal isolates. *Phytopathology* 62, 567-570.
- WILKINSON, V.; LUKAS, R.L. (1969): Influence of herbicides on the competitive ability of fungi to colonize plant tissues. *New Phytol.* 68, 701-708.
- WITSCH, H. von; KASPERLIK, H. (1953): Infektionshemmende Wirkung der Phenoxyeessigsäuren. *Naturwiss.* 40, 294-295.
- WITSCH, H. von (1959): Aus dem Institut für Botanik und Pflanzenkrankheiten. *Bayer. Landwirtschaftl. Jahrb.* 36, Sonderheft 2, 84-90.
- WOELFLE, J. (1949): Schäden durch Borkenkäfer, Dürre und Halimasch während der letzten Jahre in Bayern. *AFZ* 120, 479-481.
- WOESTE, U. (1956): Anatomische Untersuchungen über die Infektionswege einiger Wurzelpilze. *Phytopath. Z.* 26, 15-272.
- WOLPERT, F.S. (1924): Studies in the physiology of the fungi. XVII. The growth of certain wood-destroying fungi in relation to the H^+ -ion concentration of the media. *Ann. Miss. Bot. Garden* 11, 43-97.
- WU, C.C.; KOZLOWSKI, T.T.; EVERT, R.F.; SASAKI, S. (1971): Effects of direct contact of *Pinus resinosa* seeds and young seedlings with 2,4-D or picloram on seedling development. *Can. J. Bot.* 49, 1737-1741.
- WU, C.C.; KOZLOWSKI, T.T. (1972): Some histological effects of direct contact of *Pinus resinosa* and young seedlings with 2,4,5-T. *Weed Res.* 12, 229-233.
- WYRILL, III, J.B.; BURNSIDE, D.C. (1976): Absorption, translocation and metabolism of 2,4-D and glyphosate in common milkweed and hemp dogbane. *Weed Sci.* 24, 557-566.
- YUTIEN-HSIA, J.; CHRISTENSEN, J. (1951): Effects of 2,4-D on seedling blight in wheat by *Helminthosporium sativum*. *Phytopathology* 41, 1011-1020.
- ZITZEWITZ, H. von (1973): Landschaftspflegerichtiger Herbizideinsatz. *AFZ* 144, 836-837.
- ZYCHA, H. (1937): Über das Wachstum zweier holzzerstörender Pilze und ihr Verhältnis zur Kohlensäure. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten.* II. Abt. 97, 221-244.

- ZYCHA, H. (1970): Hallimasch (*Armillaria mellea* Vahl ex Fr.) Kumm.) als Kernfäule-Erreger an Fichte (*Picea abies* Karst.). Forstwiss. Cbl. 89, 128-135.
- ZYCHA, H. u. Mitarb. (1976): Der Wurzelschwamm (*Fomes annosus*) und die Rotfäule der Fichte (*Picea abies*). Forstwiss. Cbl. Beih. 36, 83 S.
- LEEMANS, JR.K. (Monsanto 1983): Glyphosate. Pers. Mitteilung.
- MESTDAGH, P. (Monsanto 1982): Glyphosyde. Pers. Mitteilung.
- MONSANTO (1977): Informationsschrift über Roundup, 1-12.
- OHR, H.D.; MUNNECKE, D.E.; BRICKER, J.L. (1973): The interaction of *Armillaria mellea* and *Trichoderma* spp. as modified by methyl bromide. Phytopathology 63, 965-973.
- PEEPLES, J.L. jr. (1970): Effect of the herbicide EPTC on growth responses, antagonism and pathogenesis associated with *Sclerotium rolfsii* Sacc. and *Trichoderma viride* Pers. ex Fr. Ph. D. thesis, Auburn UNiv.
- WISSENSCHAFTLICHE MITTEILUNGEN der Univ. für Forst- und Holzwirtschaft, Sopron (1980): Inaktivierung von Herbiziden. AFZ 35, 25.
- TAMBLYN, N.; DA COSTA, E.W.B. (1958): A simple technique for producing fruit bodies of wood-destroying basidiomycetes. Nature 181, 578-579.

9. TABELLARISCHER ANHANG

Tabelle 4

Wachstumsverhalten und Rhizomorphenbildung verschiedener Isolate
von *Armillaria mellea* auf unterschiedlichen Nährböden
(Auswertung nach 30 Tagen).

Isolat		2 % Malzagar				4 % Malzagar				Hafermehlextrakt			
		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
1	W R	1 3w	1 3w	2 3w	2 m	2 1w	3 1w	2 1w	3 2w	1 1w	1 1w	1 1w	1 1w
2	W R	1 1s	2 1s	1 3s	2 1s	3 1s	3 2s	2 2sw	3 2sw	3 m	2 m	3 m	3 m
3	W R	2 m	3 m	3 1s	3 -	2 2w	2 2w	3 m	3 -	3 m	3 m	3 m	3 m
4	W R	1 1s	2 1s	2 1s	3 3s	2 1s	2 1s	- -	- -	1 1s	1 1s	1 1s	- -
5	W R	1 1s	1 2s	1 1s	1 1s	1 1s	1 1s	2 1s	- -	2 1s	1 1s	1 1s	1 1s
6	W R	1 1sw	2 1sw	1 1sw	1 1w	1 1s	2 2w	1 3w	2 2sw	2 m	1 m	1 m	1 m
7	W R	2 3w	2 m	2 m	3 m	2 3w	3 m	3 3w	3 m	2 3w	3 m	3 m	2 m
8	W R	-	-	3	-	2	-	-	-	verunreinigt			
9a	W R	1 1s	1 1s	1 1s	1 1s	1 1s	1 1s	2 1s	2 1s	1 1sw	1 1s	1 1s	1 1sw
9b	W R	1 1s	1 1s	1 1s	1 1s	1 1s	1 1sw	1 1s	1 1s	1 1sw	1 1s	1 1s	1 1s
12	W R	1 3w	2 3w	1 3w	2 m	3 m	2 m	4 -	3 m	1 m	1 3w	1 3w	1 m
13	W R	2 1sw	1 1s	2 1sw	1 1sw	1 m	1 m	1 m	1 m	1 1s	1 1s	1 1s	1 1sw
14	W R	1 1s	1 1s	2 1s	1 1s	2 1s	2 1s	3 1s	3 1s	1 1s	2 1s	1 1s	1 1s

hier sehr viele, stark verzigte Rhizomorphen

Legende: W1 = sehr gut bewachsen (80 - 100 %)
W2 = mittelmäßig " (30 - 80 %)
W3 = schlecht " (0 - 30 %)
W4 = nicht " 0 %
W = Wachstumsverhalten
R = Rhizomorphenbildung
R1 = viele Rhizomorphen
R2 = bis 10 " (länger als 3 cm)
R3 = bis 5 Rhizomorphen
m = nur Mycel
s = schwarz
w = weiß

Tabelle 5

Wachstumsgeschwindigkeit von *A.mellea* in 2 %igem Malzagar
bei 22 °C, 80 % Luftfeuchtigkeit und pH 6,8

(x = Mittelwerte der Kolonien-Halbmesser aus vier Versuchs-
ansätzen; + = Platte voll bewachsen).

		Durchmesser der Kolonie in mm								
	Tage									
Isolate		2	5	10	15	20	25	30	35	40
1		0	5	9	17	24	31	38	45	+
2		0	3	7	12	15	20	25	31	34
3		0	2	5	9	12	17	22	23	23
4		0	2	4	6	10	13	15	18	22
5		0	2	9	16	22	28	35	41	+
6		0	3	11	19	26	33	42	+	+
7		0	2	4	8	12	18	20	21	21
9a		0	4	15	25	37	+	+	+	+
9b		0	5	18	32	+	+	+	+	+
12		0	3	14	22	31	41	+	+	+
13		0	3	12	20	28	39	40	41	42
14		0	6	21	39	+	+	+	+	+

Tabelle 6

Bewachungsversuch in 2 % Malzagar:
Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von
Fichte und Roterle (Auswertung nach 2 Monaten)

Isolate		FK	FS	FM	ED	ES	EM
1	W	1 1 2	1 1 2	1 1 1	1 1 1	1 1 1	1 1 1
	Hw	0 0 0	1 1 0	1 1 1	0 0 1	1 1 1	1 1 1
				Tapete			
2	W	1 2 1	2 2 -	1 1 1	1 1 2	1 2 2	1 1 1
	Hw	n n 0	0 0 -	1 1 1	0 n 0	0 0 0	1 1 1
3	W	3 3 2	2 3 3	1 1 1	2 2 3	2 2 3	1 1 2
	Hw	n n 0	0 1 0	1 1 1	0 0 n	0 0 n	0 1 0
4	W	3 3 3	3 3 3	1 1 1	3 2 2	3 3 3	1 2 2
	Hw	1 1 1	1 0 1	1 1 1	1 1 0	1 1 1	1 0 1
		total				total	
5	W	2 2 3	3 2 2	2 2 2	2 3 -	3 3 3	1 2 1
	Hw	1 0 1	0 0 0	1 0 0	0 1 1	1 1 0	1 0 0
6	W	2 2 2	2 3 2	1 1 2	2 2 2	1 1 2	1 1 2
	Hw	0 n n	0 0 0	1 1 0	0 n 0	0 0 0	0 0 0
7	W	nicht untersucht, da verunreinigt					
	Hw						
9a	W	1 1 1	1 1 1	1 1 1	2 1 1	1 1 1	1 1 1
	Hw	total	total	total	0 1 1	total	total
9b	W	1 1 1	1 1 1	1 1 1	1 1 1	1 1 1	1 1 1
	Hw	1 1 0	1 1 1	1 1 1	total	total	total
12	W	2 2 1	1 1 1	1 1 2	3 3 2	2 2 2	1 2 1
	Hw	0 1 1	0 0 0	1 1 1	1 1 1	1 0 1	0 0 0
13	W	-----	-----	1 2 1	1 3 2	1 2 2	1 1 1
	Hw	-----	-----	1 1 1	n n 0?	1 0 0	1 1 1
14	W	1 1 1	2 1 2	1 1 1	2 2 1	2 1 1	1 1 2
	Hw	0 0 0	1 1 1	total	1 1 0	1 1 1	total

Legende: W - Wachstumsversuch

1 = sehr gut gewachsen (80 - 100 %)

2 = mittelmäßig " (30 - 80 %)

3 = schlecht " (0 - 30 %)

n - Holz nicht bewachsen

o = Holz oberflächlich bewachsen

i = Holz innerlich "

"total" bezeichnet eine vollständige Be- und Durchwachsung des gebotenen Substrats.

Hw = Holzbewachungsrate

FK = Fichte - Kernholz

FS = Fichte - Splintholz

FM = Fichte - Sägemehl

EK = Erle - Kernholz

ES = Erle - Splintholz

EM = Erle - Sägemehl

Tabelle 7

Bewachungsversuch in reinem Agar ohne Malzzusatz:
Holzstückchen und Sägemehl aus Kern- und Splintholz von
Fichte und Roterle (Auswertung nach 2 Monaten).

Isolate		FK			FS			FM			EK			ES			EM		
1	W	3	3	3	3	3	4	4	4	4	3	3	3	4	4	4	1	1	1
	Hw	0	1	1	n	n	n	n	n	n	1	0	0	n	n	n	i	i	i
2	W	3	4	4	4	4	4	4	3	4	3	3	2	4	4	4	4	4	4
	Hw	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	0	0	n	n	n	n	n	n
3	W	3	2	3	3	3	3	4	4	3	3	3	4	2	2	2	1	1	1
	Hw	n	0	n	n	n	n	n	n	n	0	0	n	1	1	0	i	i	i
4	W	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3
	Hw	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
5	W	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	2	3	4
	Hw	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	iR	0	n
6	W	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	1
	Hw	n	n	n	n	n	n	n	0	0	1	0	1	1	1	1	i	i	i
7	W	3	3	3	2	3	3	3	3	-	1	3	2	3	3	3	1	1	3
	Hw	n	n	n	n	n	n	0	0	-	i	0	n	0	0	n	iR	iR	0
9a	W	1	-	3	3	3	3	4	4	3	1	1	2	-	1	3	3	1	1
	Hw	1	-	0	0	n	n	n	n	0	iR	iR	iR	-	iR	iR	0	iR	iR
9b	W	-	4	4	4	4	4	4	4	-	4	3	4	1	2	2	1	2	3
	Hw	-	n	n	n	n	n	n	n	-	n	n	n	1	0	0	iR	0	n
12	W	-	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	-	1	2	1	1	1
	Hw	-	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	1	-	iR	1	iR	iR	iR
13	W	3	4	4	-	-	-	4	4	3	1	1	1	2	2	-	1	1	1
	Hw	n	n	n	-	-	-	n	n	0	i	i	1	1	0	-	iR	iR	iR
14	W	2	3	2	3	3	3	4	3	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1
	Hw	0	0	0	n	n	0	n	0	0	iR	i	0	i	i	iR	i	1	i

Legende: W = Wachstumsverhalten
 1 = sehr gut gewachsen (80 - 100 %)
 2 = mittelmäßig " (30 - 80 %)
 3 = schlecht " (0 - 30 %)
 4 = nicht " (0 %)
 n = Holz nicht bewachsen
 0 = Holz oberflächlich "
 i = Holz innerlich "

Hw = Holzbewachungsrate
 FK = Fichte - Kernholz
 FS = Fichte - Splintholz
 FM = Fichte - Sägemehl
 EK = Erle - Kernholz
 ES = Erle - Splintholz
 EM = Erle - Sägemehl
 R = Rhizomorphenbildung

Tabelle B

Wachstumsversuch in reinem Sägemehl (Fichte), das in normalem Leitungswasser aufgeschwemmt wurde.
Auswertung nach etwa 3 Monaten.

Isolate	1	2	3	4	5	6	7	9a	9b	12	13	14
FM	4	4	4	2R	4	4	4	4	4	4	4	1R
EM	4	4	4	1R	4	4	4	4	1R	4	4	1R

pH-Wert der Sägemehlaufschwemmung: 6,7

Legende:

- 1 = gut gewachsen (80 - 100 %)
- 2 = mittelmäßig gewachsen (30 - 80 %)
- 3 = schlecht gewachsen (0 - 30 %)
- 4 = nicht gewachsen (0 %)

R = Rhizomorphenbildung

FM = Fichtensägemehl

EM = Erlenssägemehl

Tabelle 9

Wachstumsintensität und -geschwindigkeit verschiedener Isolate von *Armillaria mellea* in einem Flüssigkeitsmedium mit 2 % Malzlösung als Schüttelkultur

Zahl der Wochen bei der Ablesung

Isolate	1	2	3	Reihenfolge des Wachstums durch Größenvergleich der Mycelkugeln
1	3	3	3	11
2	3	3	2	10
3	4	4R	3R	12
4	3	2	1	3
5	2	1	1	2
6	3	3	2	7
7	3R	3R	2R	9
9a	2	2	1	4
9b	3	2	2	6
12	2	2	2	5
13	3	3	2	8
14	1	1	1	1

Legende: 1 = gut gewachsen
 2 = mittelmäßig gewachsen
 3 = schlecht gewachsen
 4 = nicht gewachsen
 R = Rhizomorphenbildung

Durchmesser der Mycelkugeln: 1 = 3 - 4 cm
 2 = 1 - 3 cm
 3 = bis 1 cm
 4 = keinerlei Mycelbildung

Tabelle 10

Bewachung von auf voll bewachsene Malzagarplatten (2 %) gelegte Fichten- und Erlenholzscheibchen

Isolate	Fichte				Erle			
1	2	1	2	R	1	1	1	R
2	2	2	2		1	2	2	
3	3	3	2		2	2	3	
4	4	3	4		3	3	4	
5	2	3	3		1	2	1	
6	3	4	4		2	2	3	
7	4	4	4		3	4	3	
9a	2	3	2		2	2	2	
9b	2	2	2	R	2	2	2	
12	1	2	1		1	1	1	R
13	2	3	2		2	2	3	
14	1	1	1	R	2	1	1	R

Legende:

1	= gut gewachsen	(80 - 100 %)
2	= mittelmäßig gewachsen	(30 - 80 %)
3	= schlecht gewachsen	(0 - 30 %)
4	= nicht gewachsen	(0 %)
R	= Rhizomorphenbildung auf den Scheiben	

Tabelle 11

Wachstum von *A.mellea* auf Streu, Wurzelrinde und Wurzelstückchen von Fichte und Erle unter unsterilen Bedingungen (Auswertung nach 10 Wochen, pro Versuchsansatz 3 Platten).

Isolate		LS	NS	EWR	FWR	EW	PW
1	RB	233	222	322	122	111	122
	W	-	-	343	233	111	223
2	RB	344	444	344	444	434	444
	W	-	-	444	444	444	444
3	RB	444	444	444	444	444	444
	W	-	-	444	444	444	444
4	RB	323	323	222	323	223	333
	W	-	-	121	222	322	233
5	RB	212	233	222	322	233	222
	W	-	-	323	222	343	322
6	RB	333	343	323	332	444	344
	W	-	-	343	333	222	233
7	RB	444	444	444	434	334	444
	W	-	-	444	234	222m	444
9a	RB	222	343	323	444	232	233
	W	-	-	233	444	212	233
9b	RB	121	233	111	122	111	211
	W	-	-	111	111	111	111
12	RB	233	333	333	434	332	444
	W	-	-	333	333	223	444
13	RB	222	233	232	333	221	222
	W	-	-	222	343	223	234
14	RB	111	211	122	111	121	221
	W	-	-	111	111	111	211

Legende: RB = Rhizomorphenbildung W = Bewachsung
 1 = viele Rhizomorphen, Bewachsung 80-100%
 2 = bis 10 Rhizomorphen, Bewachsung 30- 80%
 3 = bis 5 Rhizomorphen, Bewachsung 0- 30%
 4 = keine Rhizomorphen, Bewachsung 0%
 LS = Laubstreu NS = Nadelstreu m = Mycel
 EWR= Wurzelrinde Erle, FWR= Wurzelrinde Fichte
 EW = Wurzelstück Erle, FW = Wurzelstück Fichte
 - = nicht meßbar

Tabelle 12

Wachstum von Rhizomorphen in verschiedenen Substraten(Sand,Torf, Walderde,Pflanzsubstrat)und reinem Wasser als Kontrolle unter unsterilen Bedingungen(Auswertung nach 3 Monaten).

Isolate	Sand	Torf	Erde	Pflanzsubstrat	Kontrolle
1	4 4	3 3	4 4	4 4	4 4
2	3 4	3 4	3 3	2 3	2 2
3	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4
4	3 2	2 2	3 2	1 3	3 3
5	3 3	1 1	3 4	3 3	4 4
6	4 4	3 4	3 3	4 4	3 3
7	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4
9a	3 3	2 2	3 3	3 3	2 3
9b	2 3	1 1	4 4	4 4	3 3
12	4 4	3 4	4 4	4 4	4 4
13	2 4	2 2	3 3	3 3	1 2
14	3 3	1 1	2 3	2 2	2 1

pH-Wert der

Substrate	7,1	4,8	7,8	6,2	7,0
-----------	-----	-----	-----	-----	-----

pro Ansatz zwei Wiederholungen

Zuwachs

Legende: 1 = viele Rhizomorphen über 50%
 2 = bis 10 Rhizomorphen länger als 2cm 20 bis 50%
 3 = bis 5 Rhizomorphen länger als 2cm 0 bis 20%
 4 = keine Rhizomorphenbildung 0%

Pflanzsubstrat: zu gleichen Teil^{en} Sand,Torf und Erde
 Kontrolle : steriles, destilliertes Wasser und Zellstoff

Reisolierungen nach 5 Monaten zeigten kein Wachstum mehr, Rhizomorphen größtenteils zerfallen.

Tabelle 13

Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf das Wuchsverhalten von *Armillaria mellea* (Auswertung nach 6 Wochen).

Stamm-Nr.	Feuchtigkeit des Substrats in % der Sättigung					
	35	50	75	100	125	150
1	4	4	4	4	3	2
2	4	4	m	m	3	3
3	4	4	4	4	3	2
4	4	4	m	4	2	1
5	4	4	m	m	2	2
6	4	4	3	4	3	3
7	4	4	4	4	4	4
9a	3	4	3	3	2	2
9b	3	3	2	3	1	1
12	4	4	4	3	3	2
13	4	4	4	4	3	3
14	3	3	1	1	1	1

Substrat: Pflanzsubstrat aus Sand : Torf : Erde = 1 : 1 : 1
mit einem pH-Wert von 4,5 unter sterilen Bedingungen.

Legende : Rhizomorphenbildung

1 = viele Rhizomorphen

2 = bis 10 Rhizomorphen, länger als 2 cm

3 = bis 5 Rhizomorphen, länger als 2 cm

4 = keine Rhizomorphenbildung

m = Mycelwachstum

Zuwachs

über 50 %

20 - 50 %

0 - 20 %

0 %

Legende zur Tabelle 14

Bewuchsprozente sind bezogen auf die Plattenfläche (= 100 %),
Mittelwert aus 3 Versuchsansätzen.

m = Mycel weiß

r = kleine, weiße bis rötliche, stark verästelte Rhizomorphen

rr = viele Rhizomorphen der Art "r"

R = dunkle, braune bis schwarze Rhizomorphen, schwach wachsend

RR = viele Rhizomorphen der Art "R", aber stärker wachsend, ver-
RB = Rhizomorphcnbildung netzend

W = Wachstum in % der Kulturplattenfläche

Die pH-Werte wurden mit einer Phosphatpufferlösung nach CZAPEK
(Rypaček, 1966) mit KH_2PO_4 , K_2HPO_4 und K_3PO_2 sowie NH_4NO_3 herge-
stellt, um das pH-Regulationsvermögen des Pilzes zu unterbinden
(Rypaček, 1966). Die Kaliumsalze der verwendeten Phosphorsäuren
können so gemischt werden, daß man alle benötigten pH-Werte
einstellen kann.

Inkubation bei 22°C.

Die pH-Optima der einzelnen Isolate wurden unterstrichen
(Auswertung nach 28 Tagen)

Tabelle 14

Einfluß des pH-Wertes auf das Wachstum von *Armillaria mellea*
 Bezugssystem: Plattenfläche 100% Auswertung nach 4 Wochen

pH-Werte Stämme	2	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	10
	(Bewachsung in % der gesamten Plattenfläche)														
1 W RB	0	5	12	17	20	80	100	100	82	100	60	10	12	7	5
		m	m	m	rr	R	RR	RR	RR	R	R	m	m	m	m
2 W RB	0	0	6	35	36	100	70	100	95	80	52	17	0	7	0
			m	m	R	Rr	R	RR	RR	RR	R	m		m	
3 W RB	0	9	20	25	42	50	62	34	75	45	30	10	10	10	0
		m	m	m	m	m	rr	m	mR	m	m	m	m	m	
4 W RB	5	10	15	45	80	75	40	55	32	60	85	90	60	25	0
	m	m	m	r	rr	R	r	rr	r	R	RR	Rr	R	m	
5 W RB	0	0	45	70	70	100	100	90	90	75	30	5	0	0	0
			m	RR	RR	RR	RR	R	RR	R	R	m			
6 W RB	0	15	20	20	50	45	65	40	25	35	40	20	10	5	0
		m	m	m	r	r	rr	rm	m	m	m	m	m	m	
7 W RB	0	0	5	25	55	50	50	30	20	20	15	10	5	0	0
			m	m	mr	mr	mr	m	m	m	m	m	m		
9a W RB	0	20	40	40	70	100	100	90	70	40	40	20	10	10	5
		m	mr	rr	RR	RR	RR	RR	RR	R	R	R	m	m	m
9b W RB	0	15	35	40	65	100	100	80	90	50	30	20	5	0	0
		m	m	m	R	RR	RR	RR	RR	R	mR	m	m		
12 A RB	10	5	10	30	50	70	70	50	30	30	30	10	5	5	5
	m	m	m	m	r	rr	rr	r	r	m	m	m	m	m	m
13 A RB	0	0	10	20	70	100	100	50	50	30	20	5	0	0	0
			m	m	rr	rr	rr	r	r	r	m	m			
14 A RB	0	15	40	70	35	50	50	100	90	100	50	35	20	5	5
		m	R	RR	R	R	RR	RR	RR	RR	R	R	m	m	m

Tabelle 16

Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf das Wuchsverhalten von *Armillaria mellea* (Auswertung nach 8 Wochen).

Stamm-Nr.	Feuchtigkeit des Substrats in % der Sättigung					
	35		50		75	
					+ gesättigt	
1	4	4	4	4	3	3
2	4	4	m	m	3	3
3	4	4	4	4	3	2
4	4	4	m	4	2	1
5	4	4	m	m	2	2
6	4	4	3	4	3	3
7	4	4	4	4	4	4
9a	3	4	3	3	2	2
9b	3	3	2	3	1	1
12	4	4	4	3	3	3
13	4	4	4	4	3	3
14	3	3	1	1	1	1

Substrat: Pflanzsubstrat aus Sand : Torf : Erde = 1 : 1 : 1
mit einem pH-Wert von 6,5 unter sterilen Bedingungen.

Legende : Rhizomorphenbildung

1 = viele Rhizomorphen

2 = bis 10 Rhizomorphen, länger als 2 cm

3 = bis 5 Rhizomorphen, länger als 2 cm

4 = keine Rhizomorphenbildung

m = Mycelwachstum

Zuwachs

über 50 %

20 - 50 %

0 - 20 %

0 %

Tabelle 17

Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wuchsverhalten von
Armillaria mellea (Auswertung nach vier Wochen).

Stamm	Feuchtigkeit des Substrats (100 % = gesättigt)			
	35 %	50 %	75 %	100 %
1 W	0	30	50	75
1 RB	4	m	3	2
2 W	0	20	60	75
2 RB	4	3	1	1
3 W	15	25	60	65
3 RB	m	m	m	m
4 W	0	40	90	100
4 RB	4	2	1	1
5 W	20	35	55	75
5 RB	m	m	3	2
6 W	0	30	50	80
6 RB	4	3	2	1
7 W	0	15	30	55
7 RB	4	m	m	m
9a W	40	60	90	100
9a RB	m	2	1	1
9b W	0	50	90	100
9b RB	4	2	1	1
12 W	0	20	50	65
12 RB	4	m	m	m
13 W	0	25	45	70
13 RB	4	m	3	2
14 W	40	55	90	100
14 RB	m	2	1	1

Legende: RB = Rhizomorphenbildung

1 = viele Rhizomorphen	} länger als 3 cm
2 = bis 10 Rhizomorphen	
3 = bis 5 Rhizomorphen	
4 = keine Rhizomorphen	

m = Mycelwachstum

W = Bewuchs in % Pl.-Fläche, Mittelwert aus 3 Versuchen

Substrat: Standard-Malzagar (ME), Inkubation unter Standard-
bedingungen.

Tabelle 18

Einfluß der Temperatur auf das Wuchsverhalten von *Armillaria mellea* (Auswertung nach 3 Wochen)

Stamm	Temperatur des Versuchsansatzes in °C						
	3	15	20	22	24	28	32
1	5	15	30	<u>85</u>	70	35	0
2	0	5	40	45	<u>60</u>	15	5
3	5	20	35	<u>50</u>	45	5	0
4	15	60	80	<u>100</u>	<u>100</u>	50	10
5	10	35	55	<u>80</u>	75	10	0
6	5	15	35	70	<u>75</u>	25	0
7	0	10	20	35	<u>55</u>	15	5
9a	20	60	90	<u>100</u>	90	20	5
9b	15	45	90	<u>100</u>	<u>100</u>	45	10
12	10	30	60	<u>80</u>	<u>80</u>	65	15
13	5	15	35	45	<u>75</u>	25	0
14	20	45	70	<u>100</u>	90	75	10

Legende: Bewuchs in % der Kulturplattenfläche (Mittelwert aus 3 Wiederholungen).

3 °C Kühlschrank, 15 °C Kellertemperatur,
20 °C Labortemperatur, 22, 24, 28 und 32 °C
Klimaschrank.

Die Optimaltemperaturen sind durch Unterstreichung hervorgehoben.

Tabelle 19

Wachstum und Rhizomorphenbildung von *A. nellea* bei Zusatz von Äthanol, Methanol und Isopropanol (Auswertung nach 3 Wochen).

Isolate	ME	Äthanol (10 mM)	Äthanol (30 mM)	Methanol (10 mM)	Isopropanol (10 mM)	MM
1 W	90	90	100	10	40	20
1 RB	3	1	2	m	m	m
2 W	80	100	80	-	40	10
2 RB	3	1	2	-	3	m
3 W	40	65	50	-	20	20
3 RB	m	2	2	-	m	m
4 W	60	100	80	-	35	-
4 RB	1	1	1	-	2	-
5 W	80	100	100	10	70	-
5 RB	2	2	1	m	2	-
6 W	50	80	70	15	60	15
6 RB	3	1	2	m	2	m
7 W	25	60	50	-	20	-
7 RB	m	2	1	-	m	-
9a W	100	100	100	-	80	50
9a RB	1	1	1	-	2	2
9b W	100	100	100	40	100	65
9b RB	1	1	1	3	1	2
12 W	80	100	80	15	70	-
12 RB	3	1	2	m	m	-
13 W	60	90	100	-	75	10
13 RB	2	1	1	-	2	m
14 W	100	100	100	30	100	45
14 RB	1	1	1	2	1	2

Legende: ME = Standard-Agarmedium mit 2 % Malzextrakt

MM = Minimalmedium mit 1 % Agar-Agar

mM = Millimol

RB = Rhizomorphenbildung

W = Bewuchs in % Pl.-Fläche, Mittelwert aus 3 Versuchen

1 = viele Rhizomorphen
2 = bis 10 Rhizomorphen
3 = bis 5 Rhizomorphen
m = nur Mycel

jeweils
länger
als 3cm

Zum Vergleich dienten je ein Standard- bzw. Minimalmedium, Inkubation bei 23 °C und pH 6,8.

Die Alkohole wurden dem Standardmedium zugesetzt.

Tabelle 20

Wachstum und Rhizomorphenbildung von *A. mellea* in einem Standardmedium nach Zusatz von wässrigen Wurzel-, Rinden- und Holzextrakte (Auswertung nach 4 Wochen), Inkubation bei 23 °C.

Stamm		Extraktarten			pH - Wert			ME/6,8
		FW/5,8	FR/6,4	FS/6,0	EW/5,5	ER/6,6	ES/5,6	
1	W	95	80	80	100	50	65	70
	RB	2	2	2	1	m	3	3
2	W	45	55	90	95	55	65	60
	RB	m	m	2	2	m	2	3
3	W	70	50	70	90	20	70	55
	RB	2	m	3	2	m	2	m
4	W	70	80	100	70	60	80	75
	RB	2	3	1	3	3	2	2
5	W	100	90	80	100	55	90	65
	RB	1	1	2	2	3	2	3
6	W	100	100	90	85	45	85	80
	RB	2	1	2	2	m	3	2
7	W	65	60	40	80	25	45	30
	RB	2	2	m	2	m	m	m
9a	W	100	100	90	100	65	100	90
	RB	1	1	2	1	m	1	2
9b	W	100	100	100	100	75	100	100
	RB	1	1	1	1	3	1	1
12	W	90	100	85	100	60	75	65
	RB	2	1	2	2	3	1	3
13	W	75	90	100	100	45	90	60
	RB	1	1	1	2	3	1	1
14	W	100	100	100	90	65	100	100
	RB	1	1	1	1	3	1	1

Legende: FW = Fichtenwurzel
 FR = Fichtenrinde
 FS = Fichtensplintholz
 EW = Erlenwurzel
 ER = Erlenrinde
 ES = Erlensplintholz
 ME = Standardmedium
 (2 % Malz)

RB = Rhizomorphenbildung
 1 = viele Rhizomorphen
 2 = bis 10 Rhizomorphen
 3 = bis 5 Rhizomorphen
 m = nur Mycel
 W = Bewuchs der Plattenfläche in
 %, Mittelwert aus 2 Versuchen

länge
als
3 cm

Tabelle 21

Wachstum und Rhizomorphenbildung von *Armillaria mellea* in einem Standardmedium nach Zusatz eines kombinierten Äthanol-Essigsäure-Chloroformextrakts aus Wurzel, Rinde und Splintholz von Fichte und Erle (Auswertung nach 4 Wochen).

Stamm	Extrakte in ursprünglicher Konzentration / pH-Wert							
	FW/6,0	FR/6,7	FS/5,8	EW/6,2	ER/6,4	ES/6,1	MEK/6,2	ME/6,8
1 W	30	50	65	40	10	65	75	80
RB	m	m	3	m	m	3	3	3
2 W	55	40	70	55	30	70	80	75
RB	3	3	2	3	m	2	2	2
3 W	10	-	40	-	10	45	45	50
RB	3	-	3	-	m	3	3	3
4 W	35	55	70	20	35	75	85	90
RB	3	m	2	m	3	3	3	2
5 W	20	40	70	35	20	65	70	70
RB	m	m	3	3	m	3	3	3
6 W	45	60	80	35	30	90	95	90
RB	m	3	3	m	m	3	2	2
7 W	-	5	10	-	20	10	30	40
RB	-	m	m	-	m	m	m	m
9a W	75	70	90	55	40	100	100	100
RB	2	3	1	3	3	2	1	1
9b W	85	60	80	45	40	90	100	95
RB	3		2	3	3	2	1	1
12 W	-	40	55	25	20	50	60	70
RB	-	m	3	m	m	2	2	3
13 W	25	40	60	45	30	50	65	65
RB	m	3	2	3	m	3	2	2
14 W	60	90	75	40	55	85	100	100
RB	3	1	3	3	3	2	1	1

Legende: FW = Fichtenwurzel
FR = Fichtenrinde
FS = Fichtensplintholz
EW = Erlenwurzel
ER = Erlenrinde
ES = Erlensplintholz

W = Bewuchs der Plattenfläche in
%, Mittelwert aus 2 Versuchen

RB = Rhizomorphenbildung

1 = viele Rhizomorphen
2 = bis 10 Rhizomorphen
3 = bis 5 Rhizomorphen

länger
als
3 cm

m = nur Mycel
MEK = Standardagar mit
Gemisch der Extrak-
tionsreagentien als
Kontrolle

ME = Standardmedium (2 % Malz)

Tabelle 22

Wachstum und Rhizomorphenbildung von *Armillaria mellea* in einem Minimalmedium mit 0,5 % Malzextrakt nach Zusatz verschiedener Bodenextrakte des im Freilandversuch verwendeten Pflanzsubstrats unter sterilen Bedingungen (Auswertung nach 4 Wochen).

Stamm		Bodenextrakte in ursprünglicher Konzentration					
		Wasser 7,1pH	0,1N-HCl 5,5pH	0,1N-NaOH 7,3pH	MM 6,8pH	MM-HCl 5,1pH	MM-NaOH 7,8pH
1	W	75	70	85	60	65	40
	RB	2	3	1	2	2	m
2	W	75	70	85	60	65	40
	RB	2	3	1	2	2	m
3	W	35	30	55	10	25	-
	RB	3	m	3	m	m	-
4	W	55	35	70	35	20	55
	RB	2	m	2	3	m	2
5	W	70	85	25	40	55	10
	RB	m	2	m	m	2	m
6	W	40	65	50	30	50	30
	RB	3	3	3	3	2	3
7	W	15	20	15	10	10	-
	RB	m	m	m	m	m	-
9a	W	60	100	65	75	75	40
	RB	2	2	3	2	2	3
9b	W	85	100	100	60	85	30
	RB	1	1	2	1	1	3
12	W	55	65	75	35	50	20
	RB	2	3	1	m	3	m
13	W	65	90	100	60	100	45
	RB	3	1	2	2	1	3
14	W	100	90	100	85	65	60
	RB	1	1	1	1	2	2

Legende: MM = Minimalmedium mit 0,5 % Malzextrakt
 MM-NaOH = MM mit den Extraktionsmitteln (Kontr.)
 MM-HCl =
 W = Bewuchs in % Plattenfläche (Mittelwert aus 2 Ansätzen)
 RB = Rhizomorphenbildung
 1 = viele Rhizom.
 2 = bis 10 Rhizom.
 3 = bis 5 Rhizom.
 m = nur Mycel
 länger als 10 cm
 Inkubation bei 23 °C

Tab. 23 : Konzentrationsreihen mit 2,4,5-T, jeweils ohne (-) bzw. mit (+) Anpassung des Mediums an das pH-Optimum der untersuchten Stämme.

Konzentration (siehe S. 121)	Bewachung in % der Plattenfläche je Stamm													
	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6	St. 7	St. 9	St. 12	St. 13	St. 14			
	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-			
Kontrolle	50	65	40	40	30	25	50	50	30	40	50	55	30	70
2 x 10 ⁻¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4 x 10 ⁻²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 x 10 ⁻³	25	30	15	20	30	40	40	40	20	10	40	10	15	45
1,6 x 10 ⁻³	65	65	30	40	40	50	40	50	55	85	70	20	25	55
3,2 x 10 ⁻⁴	90	95	50	65	60	60	60	60	70	80	55	35	40	45
6,4 x 10 ⁻⁵	90	100	45	60	50	50	50	50	75	100	65	75	90	70
1,3 x 10 ⁻⁵	70	90	40	60	35	40	65	75	60	80	75	100	60	45
2,6 x 10 ⁻⁶	55	80	35	10	45	50	45	50	55	80	50	70	55	45
5,1 x 10 ⁻⁷	50	65	40	40	50	50	50	50	55	40	60	35	40	30
pH-Wert	6,5	5,5	6,5	5,5	6,5	6,5	6,5	5,0	6,5	5,5	6,5	4,5	5,5	7,0

Die Zahlen sind Mittelwerte aus 3 bis 5 Versuchsansätzen.

Bei Stamm 4 wurde das pH-Optimum des basischen Bereichs (pH 10), bei Stamm 14 das pH-Optimum am Neutralpunkt eingestellt. Die Wachstumsoptima sind unterstrichen, die fördernden Herbizid-Konzentrationen grau schraffiert.

5⁻¹ ... 5⁻⁹ = Verdünnungsstufen der handelsüblichen Originalkonzentrationen (5⁻¹ = 20 % der Originalkonzentration).

- = keinerlei Wachstum

Tab. 24 : Konzentrationsreihen mit 2,4,5-T., jeweils ohne (-) bzw. mit (+) Anpassung des Mediums an das pH-Optimum der untersuchten Isolate.

Konzentration (siehe S. 121)	Rhizomorphenbildung											
	1	2	3	4	5	6	7	9	12	13	14	
Kontrolle	- +	- +	- +	- +	- +	- +	- +	- +	- +	- +	- +	
2 x 10 ⁻¹	3	3	3	3	m	3	m	3	m	3	3	m
4 x 10 ⁻²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 x 10 ⁻³	m	m	m	m	-	-	-	-	-	-	-	-
1,6 x 10 ⁻³	m	m	m	m	-	-	3	2	2	3	2	3
3,2 x 10 ⁻⁴	3	3	3	2	2	2	1	1	2	2	2	2
6,4 x 10 ⁻⁵	2	2	1	1	1	3	2	2	3	3	3	3
1,3 x 10 ⁻⁵	2	3	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3
2,6 x 10 ⁻⁶	3	3	3	3	m	3	m	3	m	3	3	m
5,1 x 10 ⁻⁷	3	m	m	m	m	3	m	3	m	3	3	m

Die Zahlen sind Mittelwerte aus 3 - 5 Versuchsansätzen.

Bei Stamm 4 und 14 wurde jeweils das pH-Optimum des basischen Bereichs (8,0) bzw. am Neutralpunkt eingestellt.

Die Rhizomorphen induzierenden Konzentrationen bei den Stämmen 7 und 12 sind grau schraffiert.

5⁻¹ ... 5⁻⁹ = Verdünnungsstufen der handelsüblichen Originalkonzentration (5⁻¹ = 20 % der Originalkonzentration).

Wachstum : 1 = viele Rhizomorphen (über 30 cm Länge, Spitzenwert 50 cm)
 3 = bis 5 Rhizomorphen, Gesamtlänge bis 15 cm
 2 = bis 10 Rhizomorphen, bis Gesamtlänge 30 cm
 - = keinerlei Wachstum
 m = Mycelwachstum

Tab. 25 : Konzentrationsreihen mit Glyphosate (Roundup) ohne (-) bzw. mit (+) Anpassung des Mediums an das pH-Optimum der untersuchten Stämme.

Konzentration (siehe S.125)	Bewachung in % der Plattenfläche je Stamm											
	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6	St. 7	St. 9	St. 12	St. 13	St. 14	
Kontrolle	60 75	40 50	55 60	20 40	25 40	55 70	45 60	35 55	50 60	55 70	45 50	
2 x 10 ⁻¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
4 x 10 ⁻²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8 x 10 ⁻³	-	5 15	10 5	5 25	20 30	5	5 10	5 20	5 10	10 20	40 40	
1,6 x 10 ⁻³	65 75	15 20	15 10	15 10	25 25	15 15	10 15	30	15 20	50 50	45 40	
3,2 x 10 ⁻⁴	65 75	35 40	45 60	20 10	40 40	60 80	45 60	35 55	5 50	65 70	50	
6,4 x 10 ⁻⁵	85 100	45 50	60 60	45 60	35 40	65 90	90 100	60 55	75 90	85 95	50	
1,3 x 10 ⁻⁵	90 100	55 60	80 85	25 40	45 40	75 100	95 100	90 80	90 100	90 100	70 75	
2,6 x 10 ⁻⁶	75 85	50 60	90 90	15 40	60 55	65 80	95 95	90 80	100 100	80 85	65 60	
5,1 x 10 ⁻⁷	65 75	40 50	75 80	15 40	35 55	55 70	80 90	75 65	95 100	60 70	55	
pH-Wert	5,5	6,2 5,5	6,8 6,5	6,8 8,0	6,8 10	6,8 5,5	7,4 7	7,5 6,8	7,8 7,5	7,8 7,5	7,8 7,5	

Die Zahlen sind Mittelwerte aus 3 bis 5 Versuchsansätzen.

Bei den Stämmen 4 und 14 wurde jeweils das pH-Optimum des basischen Bereichs (8,0) bzw. am Neutralpunkt eingestellt. Die Wachstumsoptima sind unterstrichen, die fördernden Herbizid-Konzentrationen grau schraffiert.

5-1 ... 5-9 = Verdünnungsstufen der handelsüblichen Originalkonzentrationen (5-1 = 20 % der Originalkonzentration

- = keinerlei Wachstum

Tab. 26 : Konzentrationsreihen mit Glyphosate (Roundup) ohne (-) und mit (+) Anpassung des Mediums an das pH-Optimum der untersuchten Stämme.

Konzentration (siehe S. 125)	Rhizomorphenbildung													
	1	2	3	4	5	6	7	9	12	13	14			
Kontrolle	m	3	3	3	3	3	m	3	2	m	m	3	3	3
2 x 10 ⁻¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4 x 10 ⁻²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 x 10 ⁻³	-	-	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m
1,6 x 10 ⁻³	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m
3,2 x 10 ⁻⁴	3	3	m	m	m	m	3	3	3	m	3	3	3	3
6,4 x 10 ⁻⁵	2	2	m	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2
1,3 x 10 ⁻⁵	2	2	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2
2,6 x 10 ⁻⁶	2	2	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2
5,1 x 10 ⁻⁷	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3

Die Zahlen sind Mittelwerte aus 3 - 5 Versuchsansätzen.

Bei den Stämmen 4 und 14 wurde jeweils das pH-Optimum des basischen Bereichs (8,0) bzw. am Neutralpunkt eingestellt.

Die Rhizomorphen induzierenden Konzentrationen der Stämme 7 und 12 sind grau schraffiert.
 5⁻¹ ... 5⁻⁹ = Verdunstungsstufen der handelsüblichen Originalkonzentrationen (5⁻¹ = 20 % der Originalkonzentration.

Wachstum : 1 = viele Rhizomorphen, über 30 cm Gesamtlänge, Spitzenwert bis 150 cm
 2 = bis 10 Rhizomorphen, bis 30 cm Gesamtlänge
 3 = bis 5 Rhizomorphen, bis 15 cm Gesamtlänge
 - = keinerlei Wachstum
 m = Mycelwachstum

Tab.27: Bewachungsversuch an: Stammscheiben unterschiedlich vorhandelter Erlen

SUBSTRAT: Scheiben UNTERSUCHTE GRÖSSE: Bewachungsgrad und Rhizomorphnenbildung

BEHANDLUNG	STAMM	1	2	3	4	5	6	7	9	12	13	14
KONTROLLE	W	30	30	20	-	20	60	10	70	40	40	80
	RB	m	m	3	-	m	m	m	3	m	m	3
MECHANISCH	W	80	40	70	60	70	80	75	80	90	70	40
	RB	3	m	3	m	3	3	3	3	m	m	3
ROUNDUP	W	100	100	100	40	90	100	100	100	100	100	100
	RB	3	2	3	m	n	3	3	3	3	3	3
2,4,5-T	W	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	RB	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2

W = Bewachungsgrad in % der gesamten Fläche der Erlenstammscheibe

RB= Rhizomorphnenbildung: 1 = viele Rhizomorphnen m = Mycel

2 = 5 bis 10 Rhizomorphnen - = Wert ausgefallen

3 = bis 5 Rhizomorphnen

Die Versuchsansätze wurden auf Minimalmedium mit 1% Agar ohne Malzzusatz durchgeführt. Die Auswertung erfolgte nach vier Wochen. Die Werte stellen Mittelwerte aus vier Versuchsansätzen dar.

Tab.28: Bewachungsversuch auf Sägemehl differenziallich vorbehandelter Bretter

SUBSTRAT: Sägemehl UNTERSUCHE GRÖSSE: Bewachungsgrad und Rhizomorphenbildung

BEHANDLUNG	STAMM	1	2	3	4	5	6	7	9	12	13	14
KONTROLLE	W	25	10	10	30	30	60	25	30	40	70	70
	RB	m	m	z	m	m	z	m	m	m	m	z
MECHANISCH	W	60	10	20	--	30	100	45	50	20	30	30
	RB	z	m	z	--	m	z	m	m	z	m	z
ROUNDUP	W	80	60	95	--	100	100	80	100	100	40	100
	RB	z	2	m	--	m	2	2	z	2	z	2
2,4,5-T	W	70	70	100	30	90	30	30	90	40	100	100
	RB	1	1	2	z	2	1	2	1	1	2	z

W = Bewachungsgrad in % der Kulturplattenfläche

RB= Rhizomorphenbildung: 1 = viele Rhizomorphen (über 30cm Gesamtlänge) 3 = bis 5 Rhizomorphen (Gesamtlänge bis 15 cm)

m = Mycel

2 = bis 10 Rhizomorphen (Gesamtlänge bis 30 cm)

-- = Wert ausgefallen

Die Versuchsansätze wurden auf Minimalmedium mit 1% Agar ohne Walzzusatz durchgeführt. Die Auswertung erfolgte nach vier Wochen. Die Werte sind Mittelwerte aus vier Versuchsansätzen.

Tab. 29: Bewachungsversuch auf Hinderstücken unterschiedlich vorg. behandelten Erden

SUBSTRAT: Rinde

UNTERSUCHTE GRÖSSE: Bewachungsgrad und
Rhizomorphnenbildung

BEHANDLUNG	STAMM	1	2	3	4	5	6	7	9	12	13	14
KONTROLLE	W	30	30	20	30	60	50	60	30	30	50	40
	RB	3	m	3	m	1	2	m	3	m	3	
MECHANISCH	W	50	30	30	40	80	70	30	30	20	90	60
	RB	3	3	2	3	2	2	m	3	3	3	3
ROUNDUP	W	60	40	60	60	30	100	70	50	40	100	20
	RB	1	2	1	2	1	m	2	2	2	2	2
2,4,5-T	W	50	60	30	80	70	30	70	30	70	90	20
	RB	1	1	1	1	2	1	2	1	1	2	2

W = Bewachungsgrad in % der Substratoberfläche

RB= Rhizomorphnenbildung: 1 = viele Rhizomorphnen
(über 30 cm Gesamtlänge)
2 = bis 10 Rhizomorphnen
(Gesamtlänge bis 30 cm)

3 = bis 5 Rhizomorphnen
(Gesamtlänge bis 15 cm)

m = Mycel

- = Wert ausgefallen

1! = ganz dichtes Rhizomorphnengeflecht,
nestartig und in mehreren Schichten
übereinander

Die Versuchsansätze wurden auf Minimalmedium mit 1% Agar ohne Walzzusatz durchgeführt.
Die Auswertung erfolgte nach vier Wochen. Die Werte sind Mittelwerte aus vier Versuchsansätzen.

Lebenslauf

7. Juli 1948	geboren in Lindl/Kreis Friedberg (Schwaben)
1954/1 - 1958/4	Besuch der Grundschule in Dasing
1959/5 - 1968/13	Besuch des Asam-Gymnasiums in München
1.11.68	Beginn des Studiums der Rechtswis- sensschaften an der LMU in München
1.5.69	Wechsel zum Studienfach Biologie
Mai 1978	Abschluß des Biologiestudiums mit der Diplomprüfung
dazwischen vier Semester Tiermedizin	
Seit dem 1.8.1978	Doktorand am Lehrstuhl für Forst- botanik der Univ. München

